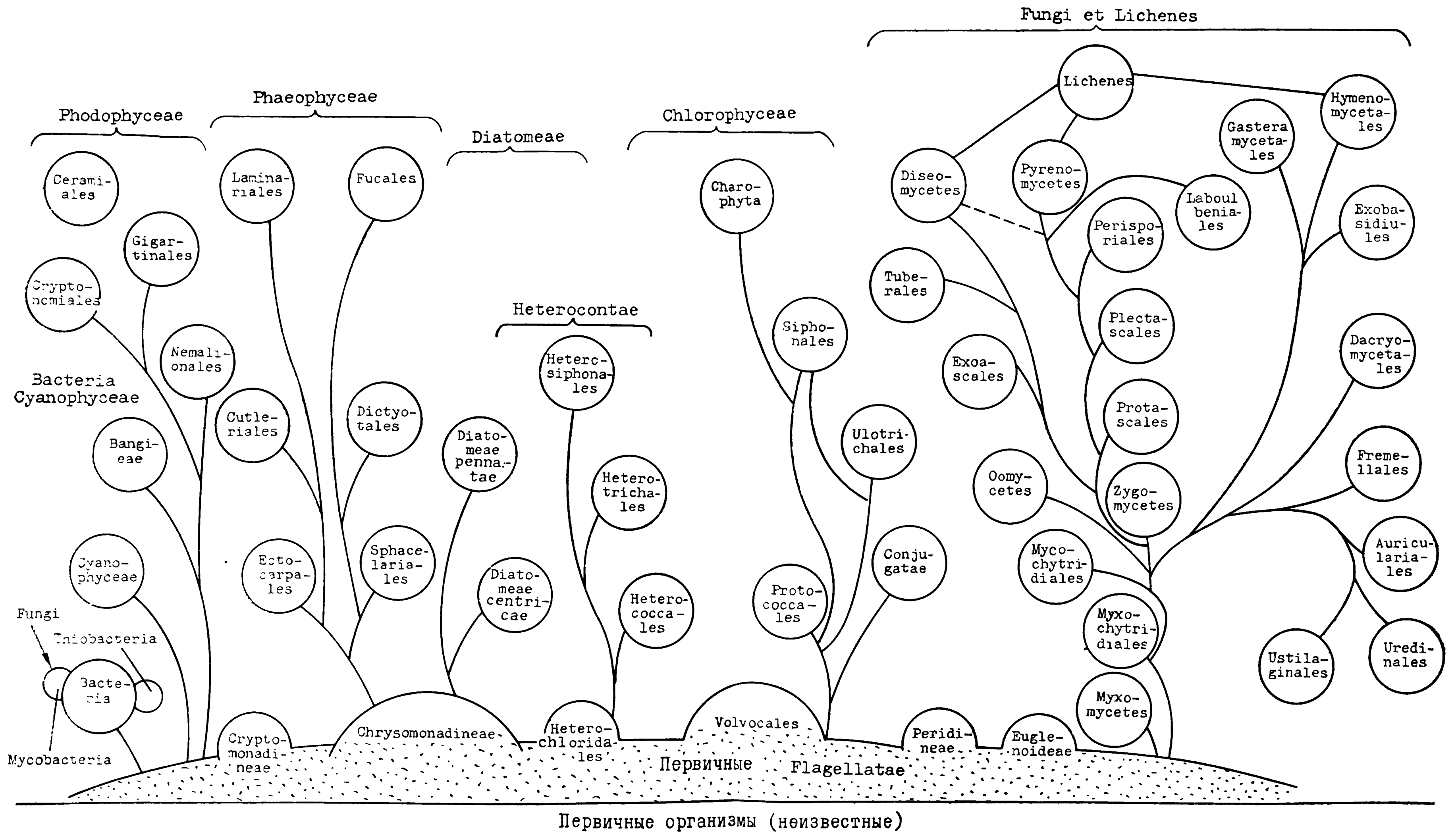


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Б.А. ВАКАР
ВВЕДЕНИЕ
В ФИЛОГЕНИЮ
РАСТИТЕЛЬНОГО
МИРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА»



С х е м а ф и л о г е н е з а н и з ш и х р а с т е н и й

(по Курсанову, Комарницкому и Флерову)

Б. А. ВАҚАР

ВВЕДЕНИЕ
В ФИЛОГЕНИЮ
РАСТИТЕЛЬНОГО
МИРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА»
МИНСК 1973

58
В 14
УДК 581

Вакар Б. А.
В 14 Введение в филогению растительного мира.
Минск, «Вышэйш. школа», 1973.
212 с. с ил.

В книге рассматривается эволюция растительного мира, начиная с появления самых примитивных форм и кончая наиболее развитыми растениями. Прослеживается развитие низших растений — водорослей, грибов, лишайников; высших растений — мохообразных, папоротникообразных (в широком понимании этого типа растений), голосеменных и покрытосеменных. Книга завершается критическим обзором наиболее распространенных филогенетических систем покрытосеменных растений и общим обзором филогении растительного мира. Предназначена для студентов-биологов (специальность ботаника).

В $\frac{2105-099}{М 304(05)-73}$ 31-73

58

© Издательство «Вышэйшая школа», 1973 г.

ВВЕДЕНИЕ

Под филогенией растительного мира понимают историю его развития начиная с первых моментов возникновения вплоть до наших дней.

Слово «филогения», или «филогенез», происходит от греч. «филон» — род, племя — и «генезис» — происхождение — и буквально означает происхождение родов, племен, применительно же к миру растений — постепенное последовательное происхождение одних видов от других, от самых примитивных до высокоразвитых.

Возникновение жизни на Земле непосредственно связано с возникновением и эволюцией самой планеты как звена солнечной системы и частички вселенной (космоса). Основу же вселенной, а значит, и Земли составляет извечная субстанция — материя. В частности, материя в газовой-пылевой форме и явилась основой формирования солнечной системы и планеты Земля. Возраст последней исчисляется 7 миллиардами лет (Вологдин, 1963). При этом догеологический этап развития Земли — формирование планеты за счет концентрации космического материала — продолжался более 3500 миллионов лет. К этому времени Земля сформировалась как холодное тело и на ней могла возникнуть жизнь. Последняя возникла в докембрийское время, примерно за 2,5 миллиарда лет до нашего времени, причем первые обнаруженные остатки организмов — бактерий и водорослей относятся к нижнему архею (Вологдин, 1960, 1963).

В процессе длительного развития на Земле многие растения бесследно исчезли, другие неузнаваемо изменились. Поэтому полностью восстановить историю развития растительного мира не представляется возможным. Множество существовавших когда-то видов растений, как и животных, приходится восстанавливать по их ископаемым остаткам. Наука, изучающая растительный мир минувших геологических периодов по его ископаемым остаткам, носит название палеоботаники. В связи с неполнотой геологической летописи построение филогенетической системы растительного мира всегда имеет до известной степени гипотетический характер.

Судя по остаткам растений, заключенным в различных пластах земной коры, растительный покров Земли в далекие времена был совершенно иным, чем в наше время, при этом наиболее разительные отличия обнаруживаются в отдаленных от поверхности пластах земной коры. С возрастанием глубины остатки живших когда-то организмов встречаются все реже и реже и наконец вовсе исчезают. Значит, было время, когда на Земле живой мир не существовал, затем появились организмы, которые с течением времени изменялись, преобразовывались, затем исчезали, уступая место новым, органический мир, в том числе и растительный, развивался.

Остатки растений в глубоких слоях земной коры свидетельствуют о примитивности древних растительных форм, в то время как ископаемые остатки более близких к поверхности слоев говорят о постепенном усложнении организмов, которые приобретают все большее сходство с современными. Восстановить картину постепенного изменения видов от древнейших времен до наших дней и составляет задачу филогении.

В отношении происхождения жизни нет еще единого мнения, но мы должны признать, что на Земле (или вне ее) рано или поздно возникли белок, живая протоплазма и, наконец, растительные организмы, как наиболее отвечающие принципу автотрофии. Биологи считают, что в образовании первых организмов сыграли роль прежде всего металлы (как катализаторы), затем ферменты, причем существенным фактором являлось, вероятно, и образование коллоидов. Полагают, что соли железа в присутствии углекислоты и воды при действии солнечной энергии произвели первый синтез безазотистого органического вещества. Затем в процесс вступили азот, новые катализаторы, ферменты и мало-помалу из организованной материи возникли первые организмы.

Большинство биологов признает, что жизнь возникла в водной среде. Физико-химическая сторона процесса возникновения жизни на Земле особенно подробно разработана академиком А. И. Опариным (1936, 1957, 1966). Он также полагает, что жизнь на Земле возникла в водной среде. Возникновение углеводов обусловило образование «первичного бульона», в котором наряду с относительно простыми органическими веществами возникали и полимеры типа белково- и нуклеиновоподобных соединений. Формирование такого рода высокомолекулярных полимеров привело к выделению из общего раствора «первичного бульона» индивидуальных, подобных коацерватным каплям, комплексных образований. Возникшая коацерватная капля была погружена не просто в воду, а в раствор разнообразных солей и органических соединений. Эти вещества проникали в коацерватную каплю, химически взаимодействовали между собой и с веществом самой капли, превращая

ее в открытую систему, существование которой зависело от согласованности протекавших в ней реакций. Таким образом могли возникнуть «протобионты» — исходные для возникновения жизни системы. Последние эволюционировали, подвергаясь действию не только физических и химических законов, но и зарождавшихся биологических закономерностей, в том числе и предбиологического естественного отбора.

Всякое нарушение согласованности реакций обязательно вызывает гибель такой «неудачной» индивидуальной системы. Наоборот, повышение согласованности в процессах обмена делает систему протобионта более устойчивой и постепенно приводит к совершенствованию его организации. Отсюда эволюция живого вещества.

Жизнь на Земле, надо полагать, появилась в анаэробных условиях, так как атмосфера наиболее древней эры — катархейской — состояла из водорода, аммиака, метана, углекислого газа и сероводорода при малом содержании других компонентов. Свободного кислорода в атмосфере почти не было. Состав такой первичной атмосферы Земли затем изменился, и ее вторичная атмосфера, утратив значительное количество метана и сохранив углекислый газ, обогатилась азотом и парами воды. Однако запасы углекислоты к концу протерозоя в результате огромного размаха жизнедеятельности морских придонных водорослей и фитопланктона начали иссякать, но зато одновременно создавались запасы молекулярного кислорода, позволившего живым организмам перейти к аэробному образу жизни. К началу палеозоя, вероятно, сформировалась атмосфера почти современного состава.

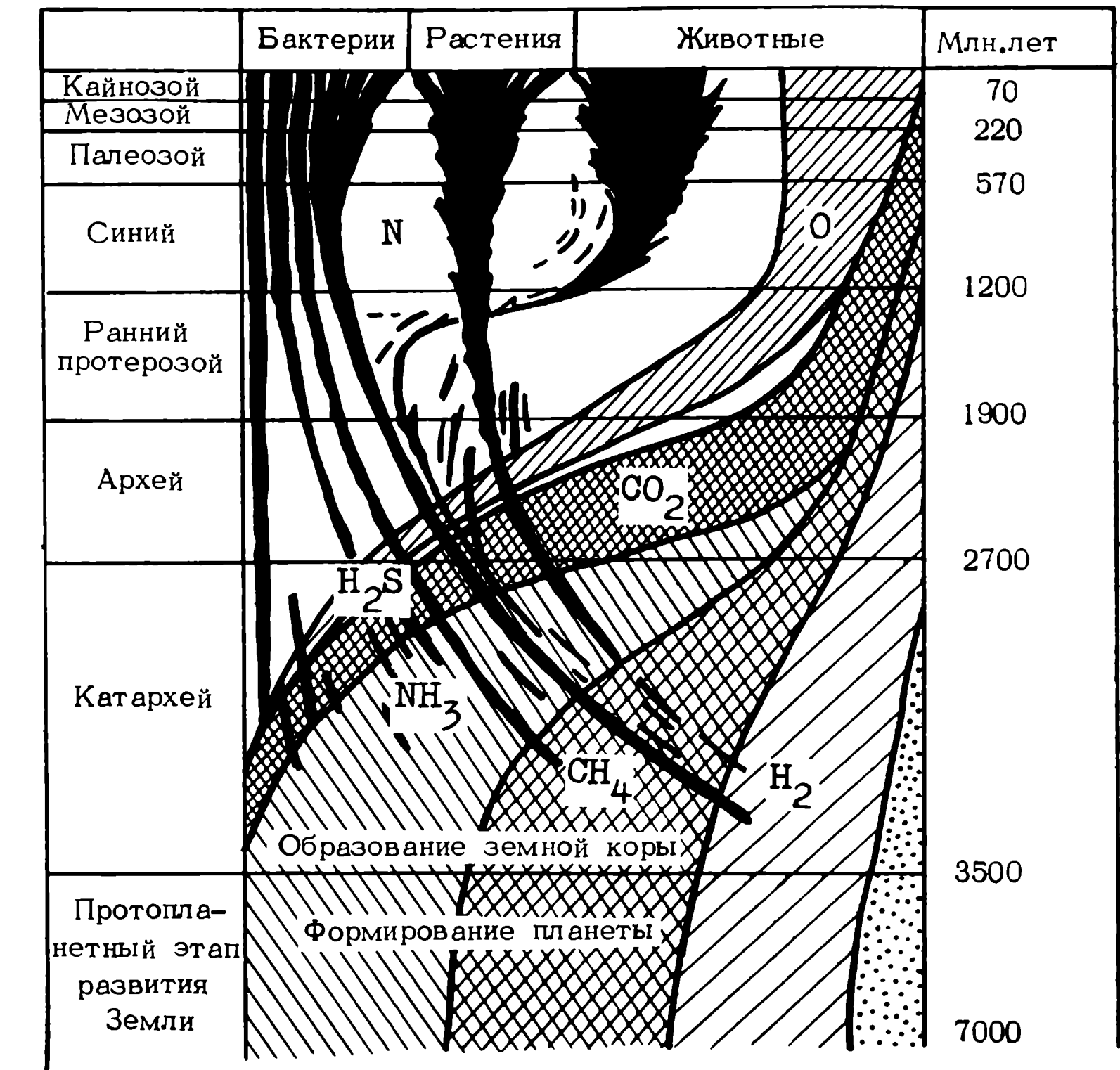
Трудно думать, чтобы первичные живые существа были автотрофными. Гораздо правдоподобнее предположить, что первоначально возникли органические вещества неживой природы и они, образовав «первичный бульон», послужили основой для возникновения «протобионтов», а те, вступая в обмен с другими веществами «первичного бульона», произвели первичные живые существа.

Каково было строение протобионтов, нам неизвестно, но можно предполагать, что они представляли собой белковые тела. Если они оказывались способными вступать в дальнейший обмен с веществами мирового океана, то отсюда один шаг до образования живого вещества — начала жизни. Появились доклеточные формы жизни, а затем, вероятно, через весьма длительный период и наиболее примитивного строения формы клеточные, первоначально, может быть, в виде хеморедуцирующих и фоторедуцирующих анаэробных бактерий, а затем и фоторедуцирующих водорослей и наконец уже аэробных фотосинтезирующих сине-зеленых водорослей.

По схеме Д. И. Сапожникова эволюцию типов и обмена ве-

ществ можно представить в следующем виде. Становлен жизни произошло в анаэробных условиях, причем первые организмы были гетеротрофными и первоначальный обмен веществ осуществлялся в виде гетеротрофного усвоения CO_2 . Следующий этап характеризовался хемотрофными анаэробами (сульфатредуцирующими и водосерными бактериями). Тип обмен веществ был представлен процессом хеморедукции, который затем сменился фоторедукцией, осуществлявшейся анаэробн

Таблица 1. Эволюция среды и жизни на Земле (по Вологдину, 1963).



ми сернопурпурными и сернозелеными бактериями. В этот период постепенно создавались условия для возникновения аэробноза и совершился переход к фотосинтезу. Возникли первичные фотосинтезирующие аэробные организмы (видимо, сине-зеленые водоросли и окисляющие железо железобактерии). Как изменялась среда и жизнь на Земле по геологическим эрам, показано на табл. 1. Возникновение хлорофилла (первично, вероятно, у сине-зеленых водорослей) привело к обр:

зованию свободного кислорода в атмосфере Земли и обусловило переход растений к аэробному существованию.

Историю земной коры принято делить на 6 геологических эр: катархейскую, архейскую, протерозойскую, палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую. Представление о развитии растительной жизни на Земле по эрам и периодам может дать табл. 2, составленная по А. Н. Криштофовичу (1941) и А. Г. Вологдину (1963) с некоторыми дополнениями.

В жизни растительного мира различают несколько этапов (Zimmermann, 1930), характеризующихся господством определенных групп растений, а именно:

- век водорослей (с протерозоя до верхнего силура);
- век псилофитов (с верхнего силура до среднего девона);
- век папоротникообразных (со среднего девона до верхней перми);
- век голосеменных (с верхней перми до мелового периода);
- век покрытосеменных (с мелового периода доныне).

В схему «веков» не вошли моховидные. Эта группа среди современных высших растений является наиболее примитивной; ее происхождение относится к глубокой древности, хотя достоверные остатки моховидных известны лишь с карбона. Однако в карбоне моховидные представлены уже специализированными формами, и это заставляет предполагать, что они возникли гораздо раньше, вероятно, еще в девоне (Тахтаджян, 1956). «Вéка» моховидных в истории Земли не было, поскольку они никогда не играли ведущей роли в растительном покрове Земли (Козо-Полянский, 1965).

Итак, наиболее древним является «век» водорослей. Из водорослей древнейшие — сине-зеленые, а также относимые к этому «веку» хемосинтезирующие бактерии, составляющие вместе с ними «фикомикофитную» эру.

Наиболее примитивными из ныне существующих и известных нам в ископаемом виде, несомненно, являются растения, относимые к группе «дробянок» (Schizophyta), в состав которых входят вышеупомянутые бактерии (Schizomycetes) и сине-зеленые водоросли (Cyanophyta). Протоплазма растений группы дробянок еще не дифференцирована на ядро и цитоплазму и не имеет хроматофор. При этом сине-зеленые водоросли по сравнению с бактериями построены более сложно, поскольку они обладают пигментами — хлорофиллом, фикоцианом и фикоэритрином, что дает им возможность усваивать углерод из углекислоты.

С древнейших времен существовали и автотрофные (хемотрофные) бактерии — бактерии минерального питания, не нуждающиеся в органическом углероде. В докембрийскую эру эти

Таблица 2. История земной коры и жизни растений

Эры и их продолжительность	Периоды	Эпохи и века	Развитие растительности
Кайнозой- ская (70 млн. лет)	Четвер- тичный	Современная (Голоцен) Плейстоцен	Географическое распре- деление современной флоры
	Третичный	Плиоцен } Неоген Миоцен } Олигоцен } Палеоген Эоцен } Палеоцен }	Постепенное систематиче- ское развитие современной флоры Расцвет флоры покрыто- семенных при еще широком распространении хвойных
Мезозой- ская (115 млн. лет)	Меловой	Датская Сенонская Туронская Ценоманская Альбская и Ап- тская Вельд (баррем, неоком)	Достоверное наличие в на- чале периода покрытосемен- ных и их распространение до конца периода. Расцвет хвойных. Угасание к концу периода гинкговых и цика- дофитов. Расцвет лептоспо- рангиевых папоротников и широкое распространение цикадофитов
	Юрский	Мальм Доггер Лайас	Широкое распространение флоры папоротников, цика- дофитов, хвойных и гинкго- вых
	Триасовый	Рэтская Кейпер Раковистый известняк Пестрый песчаник	Широкое распространение в верхнем триасе гинкговых. Появление кейтониевых. Угасание и вымирание пте- ридоспермов. К концу пе- риода вымирание кордаитов и установление «юрской флоры»
Палеозой- ская (325 млн. лет)	Пермский	Цехштейн Красный лежень	Постепенный упадок верх- непалеозойской флоры и на- чало формирования флоры мезозойской. Распростране- ние мараттиевых. Процвета- ние кордаитов и их угаса- ние к концу периода. Суще- ствование немногих гинкго- вых. Время жизни лебахие- вых. Исчезновение прапапо- ротников. Каламиты

Эры и их продолжительность	Периоды	Эпохи и века	Развитие растительности
Палеозойская	Каменноугольный	Стефанская Вестфальская Намюрская Кульмская	Развитие богатой флоры высших споровых. Плауновидные. Появление, расцвет и вымирание лепидодендронов и сигиллярий. Начало плауновых и селягинелловых. Расцвет каламитов. Появление хвощей. Первопапоротники. Первые птеридоспермы. Эуспорангиатные и лептоспорангиатные папоротники. К концу периода угасание птеридоспермов. Расцвет кордаитов
	Девонский	Верхний девон Нижний девон	Появление первопапоротников. Широкое распространение археоптериевой флоры. Развитие псилофитовой флоры и вымирание псилофитов к концу девона. Появление гиениевых и их вымирание
	Силурийский	Верхний силур Нижний силур	Первые псилофиты и появление лепидофитов (баргванатиевые). Значительное развитие сине-зеленых, красных и зеленых водорослей
	Кембрийский		Обилие сине-зеленых и красных водорослей
Протерозойская (1500 млн. лет)	Синийский		Массовое развитие сине-зеленых водорослей, реже красных и зеленых водорослей
	Енисейский		Массовое развитие цианофиц, железных и других бактерий
	Саянский		Развитие одноклеточных цианофиц, железных и других бактерий
Архейская (1500 млн. лет)	Эозой Азой		Появление вирусоподобных организмов, хемосинтезирующих бактерий, возникновение водорослей

Эры и их продолжительность	Периоды	Эпохи и века	Развитие растительности
Катархейская (1500 млн. лет)			Массовое проявление вулканизма, начало образования водных бассейнов, возникновение незначительных количеств свободного кислорода. Остатков организмов не обнаружено

Примечание. Протерозойская эра подразделяется (по Криштофичу, 1941) на 4 периода: самый нижний — сэдбери, последующие — гуонский, анимикийский, кивинойский.

бактерии образовали месторождения осадочных железных руд.

Существование бактерий в архейскую эру установлено на основании нахождения особых трубочек, инкрустированных окисью железа. Эти трубочки представляли собой слизистые чехлы бактерий, постепенно пропитывавшиеся железом. Бактерии эти существуют и в настоящее время и носят название железобактерий.

В отложениях архейской эры, в нижних ее пластах, известных под названием азоя, уже встречаются известняки бактериального происхождения и даже обнаружены остатки организмов, которым присвоено наименование *Archaeothrix*. Правда, существование в азое организмов (в частности, *Archaeothrix*) еще основательно не доказано, однако в верхнем отделе архея, известном под названием эозойской эры, в известняках штата Монтана Ч. Уолкотом был обнаружен один из древнейших на Земле растительных остатков *Microcossus*. При этом в отложениях эозойской, а также и протерозойской эры в больших количествах встречаются горные породы органического происхождения — известняки, графиты и железные руды, образованные деятельностью верхнегурунских хемотрофных бактерий типа *Chlamydothrix*, обуславливавших перевод растворимых в воде закисных гидратных форм железа в нерастворимые окисные соединения, что вело к образованию железорудных бассейнов.

В древнейших отложениях, относящихся к азойской эре, Голи (Howley) обнаружил особые трубочки без перегородок, похожие на девонские *Archaeothrix*. Некоторые авторы (Гирмер) считают их остатками сине-зеленых водорослей. Уже совершенно бесспорными являются остатки бактерий и сине-зеленых водорослей, открытые в толще железных руд верхнегурунских отложений протерозойской эры (в штате Мичиган).

Среди этих отложений обнаружены сине-зеленые водоросли в виде тонких, иногда разветвленных нитей, окруженных слизистым чехлом, какой наблюдается у современных форм в родах *Microcoleus* и *Mastis*. Таким образом, наряду с бактериями древнейшими организмами являются и сине-зеленые водоросли.

Г. П. Леонов (1956) в своей «Исторической геологии» отмечает исключительную бедность докембрия (архей и протерозой) органическими остатками и, указывая на широкое распространение гуронских тиллитов, предполагает в эту эпоху крупное оледенение материкового типа. Однако для архейской эры по крайней мере на территории СССР А. А. Борисов (1967) характеризует климат как жаркий, «парниковый», с большой облачностью (75—80%), при высоком содержании в атмосфере CO_2 . Лучей солнца к земной поверхности, очевидно, проникало немного. Эти условия были, естественно, малоблагоприятны для возникновения фотосинтеза. Отмечается появление вирусоподобных (?) организмов, бактерий, водорослей. Однако массовое развитие водорослей и бактерий начинается лишь с енисейского периода протерозоя, когда облачность стала уменьшаться. В синийский период протерозоя толща водяных паров атмосферы значительно рассеялась и лучи солнца стали больше освещать поверхность мирового океана, что обусловило расцвет сине-зеленых, а затем зеленых, бурых и красных водорослей. Их фотосинтезирующая деятельность повлекла за собою усвоение углерода из атмосферной углекислоты, содержание которой резко уменьшилось уже в кембрийском периоде палеозоя.

Следует заметить, что исключительная бедность органическими остатками докембрийских и в особенности архейских отложений не отражает действительного состояния органического мира докембрия. Присутствие в протерозойских отложениях многочисленных водорослей различных типов (сине-зеленых, зеленых, красных, бурых) указывает на значительную дифференциацию растительности морей. Очевидно, этому многообразию протерозойской морской флоры должен был предшествовать весьма длительный период предыдущего развития, начало которого уходит, вероятно, в догеологический этап земной истории. Бедность докембрийских отложений органическими остатками является, таким образом, признаком вторичным, обусловленным, с одной стороны, сильным метаморфизмом пород докембрия, с другой — слабым развитием скелетных образований у докембрийских организмов.

Вслед за гуронским периодом идет длительный анимикийский период; остатки растительных организмов этого периода нам не известны. Лишь в следующем периоде протерозоя — кивинойском — обнаружены растительные остатки в виде осо-

рых известняковых образований, которые, видимо, являются рифовыми отложениями сине-зеленых водорослей. Среди них род *Samasia* при больших увеличениях (в 350—1400 раз) показывает четкообразные нити, состоящие из коротких, широких клеток. Другой род — *Collenia* — известен из синийской системы Китая.

А. Н. Криштофович (1941) отмечает, что в течение колоссального промежутка времени, составляющего более 50% всего геологического летоисчисления, «растительная жизнь не шагнула далее образования дробянок».

Кембрийская флора не выходит из пределов групп бактерий и водорослей, но количество последних больше, чем в отложениях докембрия, причем продолжали существовать те группы сине-зеленых водорослей, присутствие которых было установлено еще в докембрии, в частности цианофицея *Collenia*. Из среднекембрийских сланцев Бюргесс в Британской Колумбии Уолкотт описал по внешним очертаниям отпечатков не только сине-зеленые, но также зеленые и красные водоросли (из последних *Dalmanella* *gasemosa*). Особенно сильно развились в кембрийском периоде известковидные сине-зеленые водоросли (*Collenia* и др.). Их известковые выделения нередко слагают значительные толщи кембрийских известняков и доломитов.

До самого последнего времени в кембрийских отложениях не были известны остатки наземной растительности. Однако недавно в кембрийских отложениях Ленинградской области С. Н. Наумова обнаружила споры и обрывки кутикулы, принадлежащие, видимо, каким-то наземным растениям. С другой стороны, Дарра (1937) описал найденные им в верхнем кембрии Швеции споры со следами их развития в тетрадах, что также может говорить в пользу появления в этот период наземной растительности.

Судя по широкому распространению в кембрийских морях археоциат — древнейшей группы животных, близких к губкам, — делают заключение о повсеместном теплом климате кембрия. Как уже отмечалось, в кембрийском периоде сильно уменьшилась облачность и в атмосфере резко сократилось содержание углекислоты (видимо, за счет фотосинтеза водорослей).

До конца силурийского периода продолжалось еще господство водорослей и бактерий, причем в составе водорослей наблюдалось большое разнообразие. Особо следует отметить появление бурых водорослей, и в частности гигантской бурой водоросли *Nematophyton*; из красных водорослей — *Delesseriella salicifolia*. Подавляющее большинство известных форм органического мира силура относилось к обитателям моря, и лишь немногие из них населяли пресные воды и поверхность

суши. Появляются наземные растения — псилофиты («голорос-ли», как их называет Козо-Полянский, 1965; от греч. *psilos* — голый). Некоторые исследователи полагают, что эту группу растений можно считать переходной между водорослями и папоротникообразными (Леонов, 1956). Это первые стелярные растения. Обладая устьичным аппаратом, они, несомненно, являются растениями наземными, уходя своими корнями, возможно, еще в докембрий. Так, в докембрийских отложениях Богемии была обнаружена древесина *Archaeoxylon*, которую можно отнести лишь к древесине псилофитов.

В силурийских отложениях остатки псилофитов несомненны, но они еще очень редки. Значительное развитие псилофиты получили в следующем, девонском периоде.

Широкое развитие карбонатных морских осадков и почти повсеместное распространение в силурийских морях колониальных кораллов указывают на повсеместно равномерный теплый климат силура. В пользу такого заключения говорит также отсутствие среди отложений силура ледниковых образований, а также отсутствие отчетливых следов климатической зональности.

В девонский период значительного прогресса достигла наземная растительность. Одновременно развивалась и флора морей, обогащаясь новыми типами водорослей, например харовыми (*Charophyta*). Существуют указания на развитие сумчатых грибов (*Hysterocites aneimitis*).

Начало и середина девонского периода характеризуются широким распространением псилофитов, достигших в это время своего расцвета. К концу девона псилофитовая растительность вымирает и уступает место более высокоорганизованной флоре папоротникообразных и некоторых представителей голосеменных.

Флора нижнего и среднего девона получила название псилофитовой по имени одного из своих типичных представителей. Она по морфологическим признакам и по систематическому составу резко отличается от более поздней девонской флоры, получившей наименование археоптериевой (по имени характерного ее представителя папоротника *Archaeopteris*).

С середины девонского периода начали развиваться плауновидные, начало которым дали, по-видимому, псилофиты. По крайней мере, некоторые из лепидофитов, например *Baragwanathia*, настолько близки к псилофитам, что между ними нельзя провести резкой границы.

Верхнедевонская флора характеризуется уже отсутствием псилофитов, причем начинают играть роль плауновидные, клинолистовидные и папоротниковидные, в частности птеридоспермы — первичные голосеменные. Широко распространенным является роскошно развитый папоротник археоптерис

(Archaeopteris), представленный несколькими видами. Особенно близкими к псилофитовым были первопапоротники порядка Protopteridiales (*Protopteridium hostimense*, *P. minutum* и др.).

В общем в девоне продолжает формироваться группа лепидофитов, хотя еще не появляются ни лепидодендроны, ни сигиллярии, как и хвощевидные типа каламитов (но уже встречается род *Asterocalamites*).

Начало девонского периода характеризовалось широким развитием континентальных условий. Верхнедевонская эпоха в противоположность нижнедевонской была временем широкого развития морских трансгрессий, временем господства моря над сушей. Что касается климатических условий, то, по-видимому, межгорные пространства характеризовались засушливым климатом, а в некоторых областях (средняя часть Русской плиты) даже жарким.

Каменноугольный период был эпохой господства на Земле папоротникообразных, развившихся из девонской (археоптериевой) флоры. Огромные пространства суши, сильно увлажненной, часто болотистой, были покрыты зарослями папоротников, клинолистников, плауновидных, причем были широко распространены древовидные формы, в частности древовидные лепидофиты — лепидодендроны и сигиллярии, достигавшие 30—40 м в высоту, каламиты высотой до 30 и более метров, громадные кордаиты. Остатки этих лесов, погребенные в наносах, обусловили возникновение каменноугольных бассейнов. Наибольшего развития в карбоне достигают птеридоспермы. Небольшое количество последних дожило до конца триасового периода, но уже в пермском периоде началось их заметное угасание.

Наблюдавшееся в девонском периоде сокращение площадей суши и развитие морских трансгрессий в нижнекаменноугольную эпоху еще более расширяется. Однако с начала среднекаменноугольного времени отчетливо обозначается обратный ход событий, и к концу карбона море сильно сокращает свои пределы.

С изменением общего характера рельефа суши было связано и изменение климатических условий, происшедшее во вторую половину карбона. В нижнекаменноугольную эпоху не наблюдалось еще резкой дифференциации на климатические зоны. Широкое распространение однообразной влаго- и теплолюбивой лепидодендровой флоры свидетельствует о равномерно теплом и влажном климате большей части поверхности Земли. Во вторую половину и особенно к концу каменноугольного периода обнаруживаются отчетливые различия между лепидодендровой флорой вестфальской эпохи карбона и тунгусской и глоссоптериевой флорой стефанской эпохи. Лепидо-

фиты постепенно теряют свое значение, из сигиллярий остаются почти исключительно *Eusigillarieae*. Хвощевые тоже идут на убыль, а среди сфенофиллов (клинолистников) появляются новые формы, как, например, *Sphenophyllum thonii*. Наоборот, увеличивается значение папоротников, в частности семенных, среди которых появляются новые роды.

Есть все основания полагать, что флористические различия нижнего и среднего карбона, с одной стороны, и карбона верхнего, с другой, обусловлены различиями климата: более влажного и теплого в одном случае (область вестфальской флоры) и умеренного и даже холодного в другом (области тунгусской и глоссоптериевой флор). Последняя флора получила свое наименование от семенных папоротников типа *Glossopteris*, известных из верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений. Распространение глоссоптеридовых было тесно связано с оледенением, охватившим в пермском периоде значительную часть южного полушария. Лишь немногие представители глоссоптеридовых дожили до триаса.

Органическому миру пермского периода свойственно много общего с органическим миром карбона. В нижнепермскую эпоху наземная растительность имела тот же облик, что и в верхнекаменноугольный период. В это время, как и в конце карбона, выделялись три флористические области: вестфальская (лепидодендровая), тунгусская (кордаитовая) и южная, или гондванская (глоссоптериевая).

С середины пермского периода характер наземной флоры меняется, в особенности в области распространения флоры вестфальского типа: исчезают лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, многие папоротники, их сменяют различные голосеменные: хвойные, цикадовые, гинкговые. В меньшей степени эта смена отражается на флорах тунгусского и гондванского типа, которые сходные изменения частично испытали уже в конце карбона.

В результате флора верхнепермской эпохи, становясь более однообразной, утрачивает типичные палеозойские черты и приобретает облик, характерный для растительности мезозойской эры, в составе которой главенствующая роль переходит от папоротникообразных растений к голосеменным.

Для пермского периода отчетливо устанавливаются следы климатической зональности, особенно в странах северного полушария, что было связано с широким развитием в это время областей суши.

Пермский период был последним в палеозойской эре. Он характеризовался появлением и развитием хвойных, в частности лебахиевых, различных папоротников, в том числе птеридоспермов, постепенным вымиранием лепидодендронов, сигиллярий и кордаитов, появлением гинкговых.

Южное полушарие подверглось в пермский период оледенению.

Триасовый период начинает новую, мезозойскую эру в развитии органического мира. Характер растительности изменяется еще в середине пермского периода, принимая до известной степени мезозойский облик. Наземная растительность триаса относительно однообразна. В ее составе наряду с папоротниками и хвощами основную роль играли гинкговые, цикадовые, хвойные.

Земная кора в триасовый период претерпела крупные изменения в конфигурации материков и морей; изменился и климат, ставший более засушливым. Как и в перми, в триасе намечается северная засушливая зона, следов южной засушливой зоны в триасе не обнаружено. Ледниковые зоны триасового возраста неизвестны.

Юрский период был расцветом саговниковых и других голосеменных, в частности широко были распространены гинкговые, ныне сохранившиеся только в одном виде *Ginkgo biloba*.

Флора юрского периода была относительно однообразной на всей поверхности Земли, хотя все же некоторые различия в характере растительности имелись. Растительность северных стран (Гренландия, Шпицберген, Сибирь) характеризовалась широким распространением хвойных и отчасти гинкговых, а цикадовые были представлены слабо. Наоборот, в флоре южных стран (Крым, Кавказ, Средняя Азия, Центральная Европа) преобладали цикадовые и папоротники, а хвойные и гинкговые имели малое распространение.

Следует отметить, что еще в триасе появились близкие к семенным папоротникам кейтониевые, а еще ранее, по-видимому, в перми — беннеттиты. В юрский и в первую половину мелового периода беннеттиты играли во многих областях значительную роль в растительном покрове Земли. В верхней юре и нижнем мелу беннеттиты достигли наивысшего развития, но к концу мела, по-видимому, уже вымерли. Эти две группы растений — кейтониевые и беннеттитовые — многие исследователи считают близкими к прародителям покрытосеменных.

В течение юрского периода произошло значительное изменение в составе водорослей: начиная с лайласа (самая нижняя эпоха юры) появляются диатомовые водоросли, которые и в наше время составляют главный элемент планктона северных морей. А. Н. Криштофович допускает, что первые формы диатомовых водорослей возникли еще в холодноводных морях верхнетриасовой трансгрессии.

Климатические условия в юрском периоде отличались сравнительным однообразием. Однако обилие в флоре северных стран (Сибирь, Шпицберген и др.) остатков хвойных при одновременной редкости в них цикадовых и, наоборот, преоблада-

ние последних в южных областях Европы и Азии указывает на существование в юрское время зональных климатических различий, хотя и выраженных нерезко.

В меловом периоде мезозоя наибольшие изменения претерпевает растительный мир суши. По-видимому, в юрский период, а, по мнению некоторых авторов, может быть, даже в триасовое время возникли покрытосеменные растения, заметно развившиеся к середине мелового периода, а с начала верхнемеловой эпохи ставшие преобладающими элементами наземной флоры. Одновременно резко сократилось число типичных представителей сухопутной флоры мезозоя — многих папоротников, гинкговых, саговников, бенниттитовых. Последние дожили лишь до верхнего мела, а вымирать начали уже в середине этого периода.

В результате развития покрытосеменных и вымирания многих групп папоротников и голосеменных с середины мелового периода характер наземной флоры коренным образом меняется и верхнемеловая флора приобретает типично кайнозойский характер.

В верхнем мелу широко распространились как древнейшие древесные сережкоцветные, так и формы, родственные современным платанам, лаврам, магнолиям. В это же время распространились древовидные однодольные, особенно пальмы. По всей вероятности, вначале появились двудольные покрытосеменные, а затем (почти одновременно) однодольные. Травянистые формы покрытосеменных, по-видимому, возникли позднее древесных.

Климатические условия мелового периода характеризовались резким уменьшением облачности, причем климатическая зональность была более выраженной, чем в юрское время. Выделяются области засушливого жаркого климата северного полушария (Средняя Азия, Северная Африка) и области более влажного климата северного умеренного пояса (Якутия, Приморский край, запад США). В общем же климат был очень теплым, и там, где в настоящее время расположены арктические острова, росли теплолюбивые растения.

Что касается низших растений, то меловой период — это время значительного развития диатомовых водорослей, появившихся в лайасе юры. Продолжали развиваться харовые и красные водоросли. Среди растительных остатков периода нередки и признаки грибов. Наконец, в мелу появляются лишайники типа *Oreographa*.

Начало третичного периода и соответственно кайнозойской эры явилось началом нового этапа в развитии органического мира, хотя крупные изменения в составе растительного мира произошли не сразу. Как и в верхнемеловую эпоху, в третичный период господствуют покрытосеменные. При этом на про-

тяжении первой половины периода (палеогена) относительно широкое распространение имела флора тропического и субтропического облика с магнолиями, лаврами, пальмами и другими растениями жаркого климата. Она занимала большую часть Западной Европы и южную часть территории СССР (Украина, Нижнее Поволжье). В более же северных областях Старого и Нового Света вплоть до Аляски, Гренландии и Шпицбергена произрастали менее теплолюбивые растения умеренной зоны. В составе этой флоры преобладали листопадные растения (дуб, бук, каштан, береза, тополь), среди них иногда встречались и более теплолюбивые формы — вечнозеленые магнолии, пальмы и др. Присутствие последних, как и общий состав флоры палеогена, указывает на теплый и влажный климат этой эпохи даже в арктических широтах (Шпицберген, Гренландия).

С начала неогена ареал теплолюбивой флоры тропического и субтропического типа начинает постепенно сокращаться, и к концу этой эпохи общая картина распределения растительности оказывается близкой к современной.

В общем климат большей части третичного периода до миоцена включительно отличался мягкостью и отсутствием резко выраженной зональности. На это указывает широкое распространение в Центральной и Юго-Восточной Европе флоры тропического и субтропического облика, а также распространение широколиственных лесов из дуба, каштана, бука, магнолий в высоких арктических широтах. Однако к концу миоцена происходит похолодание: в Центральной и Юго-Восточной Европе появляются леса, типичные для умеренного пояса (клен, береза, боярышник и др.).

К концу третичного периода, в плиоцене, похолодание усиливается. В Западной и Восточной Европе, Северной Азии и Северной Америке расположение флористических поясов и климатических зон приближается к современному.

Весь третичный период характеризовался широким развитием лесной растительности. Однако похолодание, наступившее в плиоцене, и континентальность климата привели к возникновению лесостепных областей. В Центральной Азии стал складываться степной климат, появились степи и луга.

В третичный период продолжался расцвет диатомовых водорослей и началось широкое развитие листовенных мхов. Существовали и развивались и другие водоросли, грибы, лишайники.

В четвертичном периоде кайнозоя в климатических условиях земной поверхности произошли крупные изменения. С конца неогена наблюдается сильное охлаждение, особенно в высоких широтах северного полушария, что обусловило возникновение обширных континентальных ледниковых покровов, от ко-

торых зависело и общее похолодание климата всей земной поверхности. Имело место многократное чередование ледниковых и межледниковых эпох. Полагают, что эта ритмичность обуславливалась периодическими изменениями в интенсивности солнечной радиации.

В общем четвертичный период характеризуется резким увеличением количества осадков и понижением температуры. Это привело к огромным скоплениям льдов в северном полушарии и распространению их к югу. Оледенения охватили и крайнюю оконечность южного полушария. Остатки этих великих оледенений известны как Арктика и Антарктика.

В Северной Америке и крайней части Восточной Азии теплолюбивая растительность вследствие меридионального направления горных складок имела возможность отступать далеко на юг. Там она, пережив ледниковый период, смогла удержаться и затем двинулась вслед за отступающими льдами на север. Вот почему и в настоящее время там сохраняется богатая по составу третичная древесная лиственная и хвойная растительность.

В Европе и Западной Азии отступление теплолюбивой третичной растительности было преграждено широтными горными массивами Пиренеев, Альп, Кавказа, Гималаев, что повело к гибели большей части растений. Смогли сохраниться лишь холодоустойчивые лиственные и хвойные деревья, холодостойкие травянистые и кустарниковые породы.

Наступление зимних сезонов со снежным покровом способствовало сохранению и развитию травянистой растительности, нашедшей защиту своих подземных органов в снежном покрове. Древесная и кустарниковая растительность смогла удержаться в тех формах, которые отбирались по признаку глубокого зимнего покоя и надежной организации защиты почек.

При недостаточности свидетельств геологической летописи проявление смен растительного покрова Земли нередко может производить впечатление полной смены органического населения земного шара, что в свое время повело к возникновению идеи Кювье о катастрофах, влекших за собою гибель растительного и животного мира Земли и полное его обновление в последующие времена.

Хотя гипотеза Кювье о катастрофах давно уже оставлена, тем не менее кажущиеся на границах отдельных периодов времени флористические разрывы дают некоторым авторам повод считать, что преемственность флор в отдельные геологические эпохи резко нарушалась.

В 1969 г. появилась книга Л. Ш. Давиташвили «Причины вымирания организмов», в которой он подробно рассматривает существующие на этот счет гипотезы различных авторов.

Один из них, Б. Л. Личков (1945), считает, что существовали времена «великих вымираний» органического мира. Наиболее ранняя фаза такого вымирания имела место в конце силура и самом начале девона. Следующие фазы вымираний были в конце карбона, в ранней юре или на границе триаса и юры, затем на границе мела и кайнозоя («великое мезозойское вымирание») и, наконец, в миоцене. При этом Личков отмечает, что эти великие вымирания охватывали не все население Земли и касались менее пластичных форм живых существ, тогда как формы жизни более пластичные выдвигались вперед, и с этой точки зрения «фазы вымираний являлись в то же время фазами усиленного творчества новых порядков и классов живого органического мира».

Приводя обзор смены важнейших таксонов растений от раннего палеозоя до современной эпохи, Л. Ш. Давиташвили убедительно доказывает, что ни в мире животных, ни в мире растений смена фауны и флоры в различные геологические периоды никогда не имела катастрофического характера, а всегда происходила постепенно.

Так, силурийские и девонские *Prototaxites* (их окаменелые стволы в поперечнике достигают 1 м), относимые одними авторами к бурым водорослям, а другими — к низкоорганизованным бессосудистым наземным растениям, еще в силуре начали вытесняться более высоко организованными стелярными наземными растениями—псилофитами; расцвет последних приходился на девон, когда *Prototaxites* все еще продолжали существовать.

В силуре одновременно с первыми псилофитами начали развиваться древнейшие лепидофиты *Baragwanathiales*. В эпоху своего расцвета в раннем девоне псилофиты росли уже в сообществе с первопапоротниками. Однако в среднем девоне псилофиты пошли на убыль и уступили место протоартикулятам (*Hyeniales*), первопапоротникам и протолепидофитам (*Protolepidodendrales*). Таким образом, псилофиты, достигнув расцвета в раннем девоне, к концу этого периода постепенно сошли на нет. Следовательно, история псилофитов не дает картины внезапного исчезновения всей этой группы. Она лишь постепенно уступила место другим, более высоко организованным формам растений.

Древовидные плауновые порядка *Lepidodendrales* — характернейшие растения каменноугольного периода — истоками своего развития имеют формы *Protolepidodendron*, известные из среднего девона. Расцвета они достигают в среднем карбоне, а основной род *Lepidodendron* вымирает в позднем карбоне — нижней перми.

Сигиллярии появляются несколько позднее, в конце раннего — начале среднего карбона, когда происходит их обильное

видообразование и они достигают своего расцвета. Затем наступает постепенное угасание, и к концу пермского периода сигиллярии вымирают.

Таким образом, палеоботанические данные говорят в пользу постепенного развития язычковых древовидных лепидофитов с расцветом большинства из них в среднем карбоне.

Обращаясь далее к вопросу о вымирании среди членисто-стебельных, следует отметить, что каламиты существовали с середины раннего карбона до начала поздней перми, в то же время археокаламиты к концу раннего карбона уже пошли на убыль и вскоре вымерли. Таким образом, среди древовидных хвощей позднего палеозоя имело место несомненное замещение менее приспособленных археокаламитов биологически более пластичными каламитами; последние, очевидно, принимали существенное участие в вытеснении археокаламитов и способствовали их вымиранию.

Переходя к рассмотрению папоротниковидных (*Pteropsida*), отметим, что эта группа растений имеет ряд признаков, указывающих на ее непосредственную связь с псилофитами. Первопапоротники появляются в среднем девоне и вымирают в перми. Порядок первопапоротников *Archaeopteridales*, среди которого наиболее известен разнospоровый род *Archaeopteris*, в позднем девоне необычайно широко распространился по всему земному шару, но в начале карбона род этот уже вымирает.

В карбоне появляются другие группы папоротников, сперва, по-видимому, эуспорангиатные мараттиевые, получившие широкое распространение во второй половине карбона и первой половине перми, а позднее давшие новые вспышки в позднем триасе и раннем мелу. В верхнем мелу и в третичное время мараттиевые встречаются редко, а в настоящее время эту группу папоротников представляют реликтовые формы, встречающиеся в тропическом поясе преимущественно Юго-Восточной Азии.

Вторая группа эуспорангиатных папоротников — ужовниковые (*Orhioglossales*) — впервые появляется, по-видимому, лишь в перми, хотя некоторые авторы (Вахрамеев, 1963) высказывают предположение, что эта группа возникла уже в карбоне из какой-то ветви первопапоротников. Судя по нахождению спор ужовниковых, эти папоротники имели довольно широкое распространение в триасе. Однако остатки вегетативных частей ужовниковых найдены лишь в эоцене (третичный период).

В карбоне же появляются и лептоспорангиатные папоротники, по-видимому, более молодые по сравнению с папоротниками эуспорангиатными.

Распространение различных групп лептоспорангиатных папоротников, как показали исследования разных авторов, не

связано с какими-либо геохронологическими границами, и поэтому не может быть и речи о внезапном вымирании каких-то крупных таксонов папоротников.

Семенные папоротники, или птеридоспермы, относятся уже к растениям голосеменным. Эта группа непосредственно связана в своем происхождении с девонскими разноспоровыми папоротниками *Primofilices*, а именно с *Archaeopteridaceae*. Возникновение семезачатков в группе первопапоротников типа *Archaeopteris*, очевидно, обеспечило расцвет этих примитивных голосеменных во второй половине палеозойской эры (Шведов и Любер, 1963).

Наиболее древнее семейство птеридоспермов *Lyginopteridaceae*, известное с самого начала нижнего карбона, имело расцвет в среднем карбоне, а в конце позднего карбона началось его угасание. Семейство *Medullosaceae* существовало до перми включительно, что же касается семейства *Peltaspermaceae*, то его представители продолжали жить до конца триаса. Таким образом, порядок птеридоспермов *Cycadofilicales* не показывает никакого признака разрыва на границе между палеозоем и мезозоем. Порядок птеридоспермов *Caytoniales* существовал в триасе и юрском периоде и дожил, по-видимому, до верхнего мела (род *Caytonia*). Таким образом, данные геологической летописи не свидетельствуют о внезапном исчезновении порядка *Caytoniales* на грани каких-то крупных единиц геологического времени (между триасом, юрой и мелом). Третий порядок птеридоспермов *Glossopteridales* был широко представлен в верхнем карбоне, перми и нижнем триасе и постепенно сошел на нет. Следовательно, эта группа птеридоспермов не обнаружила никаких разрывов в своем существовании.

К подклассу голосеменных *Cycadophyta* относятся порядки *Bennittitales* и *Cycadales*. Предполагают, что представители первого порядка отделились от птеридоспермов не позднее карбона, причем расцвет их, как и цикадовых, имел место в мезозое, а угасание произошло в позднемеловое время. Цикадовые известны с верхнего триаса и существуют доныне. Таким образом, и подкласс цикадофитов, как выражается Давиташвили, «не дает никаких оснований для катастрофических воззрений сторонников «ударных факторов» вымирания».

Подкласс голосеменных *Coniferophyta* включает в себя порядки *Cordaitales*, *Ginkgoales*, *Coniferales*. Кордаиты в палеозойскую эру были широко распространены по всему свету. Первые их остатки — стволы — известны с верхнего девона, а листья — из пластов, переходных от верхнего девона к нижнему карбону. Расцвет кордаитов имел место в среднем карбоне — поздней перми, но уже в конце перми они начали угасать, а в конце триаса исчезли совершенно. Таким образом, в истории развития кордаитов между палеозоем и мезозоем никак

нельзя представить какую-либо линию разрыва: раз появившись, кордаиты постепенно достигли расцвета, а затем так же постепенно исчезли.

Происхождение нескольких родов порядка *Ginkgoales* относят к нижнепермскому периоду. С позднего триаса происходит быстрое увеличение разнообразия форм, сопровождавшееся, по-видимому, расширением их ареалов. Максимального развития гинкговые достигают в юрский период, причем многие из них сохраняют свое значение в раннемеловое время, но уже к началу позднего мела большинство гинкговых вымирает. К началу олигоцена (третичный период) сохраняется лишь один вид гинкговых — *Ginkgo biloba*. В настоящее время этот вид существует лишь в культуре (при буддийских храмах, в ботанических садах). Под охраной человека *Ginkgo biloba* при нынешних климатических условиях вполне способен жить на весьма обширной территории. Отсюда можно сделать вывод, что этот вид вымер (в диком состоянии он, видимо, не встречается) не по причине изменения климатических условий. Вымирание порядка *Ginkgoales* совершалось постепенно, и не может быть речи о внезапности и разрывах в ходе развития этой группы голосеменных растений.

Порядок *Coniferales* (хвойные) появился в середине карбона, а по данным палинологии — еще ранее (Турутанова-Котова, 1963). Хвойные пережили своих предков — кордаитовых и уже с нижней перми играли значительную роль в растительном покрове. Начало вытеснения кордаитов хвойными приходится на время перехода от карбона к перми. Хвойные вытесняли кордаитовых в силу своей более совершенной организации. Высказывают предположение, что период перехода от карбона к перми характеризовался возрастающей сухостью, к которой не были приспособлены кордаиты, дожившие до триаса, а может быть, и до юрского периода, когда хвойные достигли своего наибольшего расцвета.

В истории развития хвойных резких разрывов, например, между палеозоем и мезозоем, а также между мезозоем и кайнозоем не существовало: постепенно шло развитие хвойных и параллельно их развитию происходило угасание кордаитов. Видимо, хвойные оказались более приспособленными к изменявшемуся климату, чем кордаиты.

Первые покрытосеменные появились, вероятно, еще в недрах юрской или триасовой флоры, а по мнению некоторых авторов, даже значительно раньше, где-то в пермо-триасовое время (Zimmermann, 1959) или еще ранее, в пермо-карбоне (Голенкин, 1927; Nemejc, 1956).

Остатки покрытосеменных, описанные из домеловых отложений, сомнительны. Вполне достоверные отпечатки листьев цветковых растений, как и бесспорные их плоды, встречаются

лишь с нижнемеловых отложений, но и они весьма скудны. Очевидно, в эти отдаленные времена покрытосеменные растения занимали лишь ничтожное место среди господствовавших голосеменных и папоротников.

Для второй половины нижнего мела (апт и альб) известно уже значительно больше бесспорных остатков покрытосеменных (например, остатки древесины двудольных).

В отложениях нижнего мела встречаемость и обилие находок цветковых растений сильно возрастает. К середине мелового периода покрытосеменные широко распространяются по всему земному шару. С этого времени цветковые растения приобретают большое разнообразие и начинают занимать в растительном покрове господствующее положение.

Кратко описанная здесь история развития покрытосеменных ясно показывает, что эта группа растений начиная, по-видимому, с триаса, постепенно завоевывала области суши, вытесняя более примитивные папоротники и голосеменные. Резкое возрастание роли покрытосеменных в растительном покрове Земли, происшедшее в середине мелового периода, все же не было в истории покрытосеменных каким-то разрывом, поскольку уже с конца альба эта группа растений начала распространяться все более и более, достигнув Арктики и Антарктики.

Причины быстрого распространения цветковых растений видят обычно в изменениях климата, который стал более засушливым и солнечным (Голенкин, 1927). Новые условия в существовании Земли отрицательно сказались на населявших ее голосеменных, и они быстро, но отнюдь не катастрофически стали уступать место более пластичным покрытосеменным. Последние благодаря своему огромному разнообразию легко приспособлялись к различным условиям внешней среды.

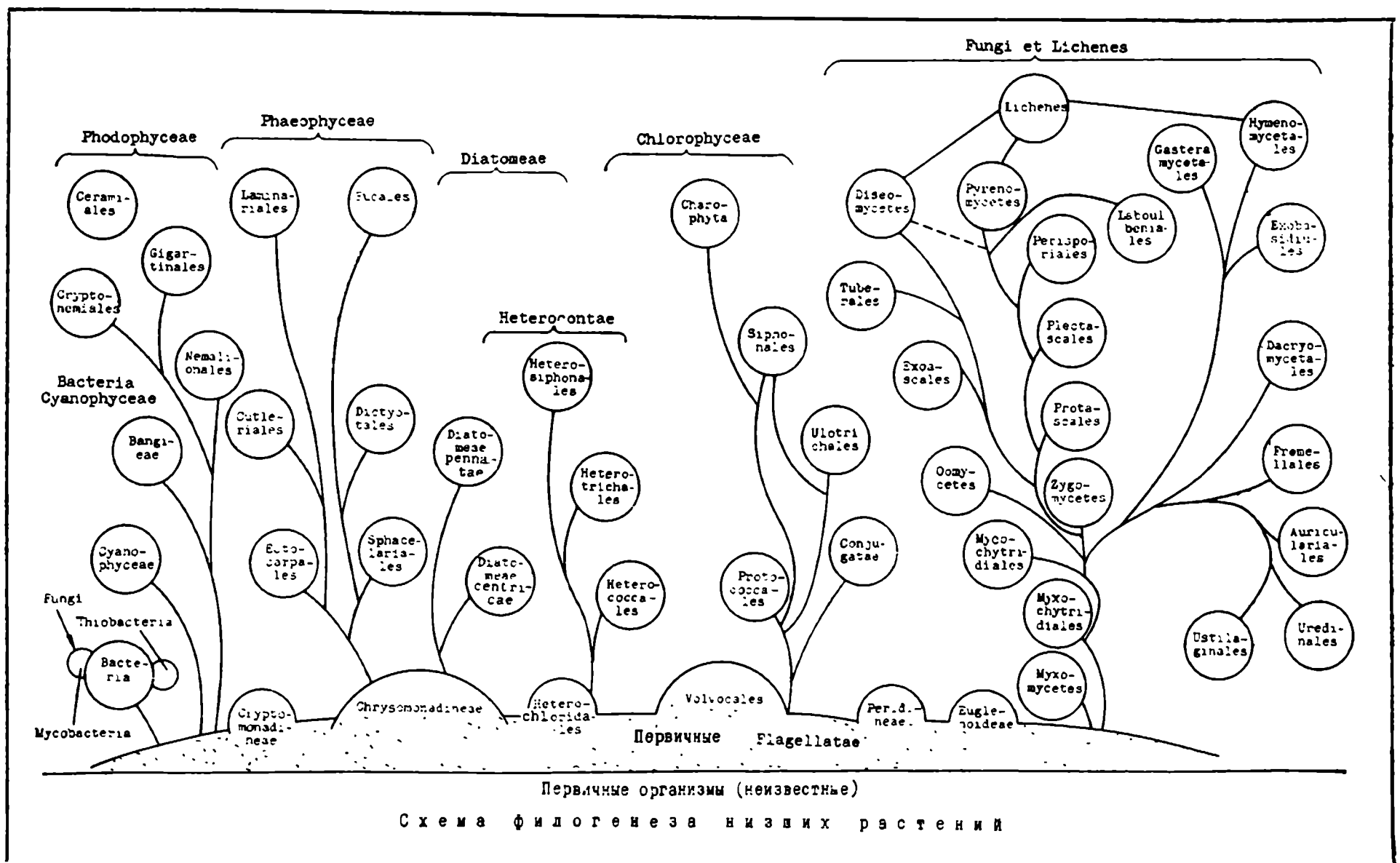
Конечно, постепенность в развитии органического мира была относительной. Знакомясь с последовательным рядом форм животных и растений, который раскрывается в серии осадочных напластований земной коры, нетрудно видеть, что развитие органического мира происходило далеко не равномерно. В зависимости от физико-географических условий существования Земли менялся и живой органический мир, причем в отдельные геологические эпохи изменения наступали то относительно быстро, то, наоборот, сравнительно медленно.

В отдельные моменты жизни Земли, как, например, в последний век палеозоя или конец мезозоя, значение многих крупных систематических групп животных и растений до классов включительно резко уменьшалось или даже эти группы вообще исчезали с лица Земли, уступая место другим отрядам и классам, ранее отсутствовавшим или слабо развитым. Тем самым в развитии органического мира достаточно четко обособляют-

ся отдельные этапы, позволившие расчленить историю Земли на эры.

Из изложенного ясно, что причины вымирания организмов в те или другие геологические эры кроются в основном в изменениях физико-географических условий существования Земли, в частности климата. Однако, как отмечает Б. Л. Личков (1936), «фазы вымираний являлись в то же время фазами усиленного творчества новых порядков и классов живого органического мира». В результате прогрессивной эволюции растительного (и животного) мира появлялись и появляются все более пластичные организмы (растения и животные), вытесняющие другие, менее приспособленные к изменившимся условиям среды. Постепенность смены флор различных геологических периодов, в которых не происходило существенных изменений в физико-географических условиях Земли, лучше всего находит объяснение в вытеснении организмов менее пластичных более пластичными, легко приспосабливающимися к изменениям среды обитания.

ФИЛОГЕНИЯ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ



ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ И РОДСТВЕННЫХ ИМ ГРУПП РАСТЕНИЙ

СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (СYANOPHYTA), БАКТЕРИИ (BACTERIA) И АКТИНОМИЦЕТЫ (ACTINOMYCETES)

Еще в 1854 г. Кон (Konn) объединил бактерии и сине-зеленые водоросли в единую филогенетическую группу под названием *Schizophyta*. В настоящее время имеются веские доказательства филогенетической общности сине-зеленых водорослей (цианофицей), бактерий и актиномицетов и отсутствия связи этих растений с грибами, с которыми обычно соединяют группу бактерий и группу актиномицетов.

Главное, что объединяет цианофицей, бактерии и актиномицеты,— это общий план построения их протопластов, выражающийся в отсутствии у них истинного клеточного ядра с присущими ему кариотеккой, ядрышком и хромосомами. Роль ядра у них выполняет так называемый нуклеоид.

Так, протопласт сине-зеленых водорослей дифференцирован на периферическую, окрашенную в сине-зеленый цвет хроматоплазму и на бесцветную центроплазму, причем хроматоплазма несет фотосинтетическую функцию, а центроплазма играет роль клеточного ядра.

Что касается ядерного аппарата бактерий, то следует отметить, что в цитоплазме всех бактерий расположены ядерные элементы и их производные — ядерные тяжи. Рядом авторов (Пешков, 1937—1955; Пекарский, 1938—1951; Робиноу, 1942—1962) доказано, что у бактерий неизменно обнаруживаются дискретные форменные элементы, содержащие ДНК и несущие функции ядра или, вернее, хромосом. Согласно Келленбергеру (1960), ядерные участки бактерий располагаются в строго ограниченных участках бактериальной клетки и не отделены от цитоплазмы ядерной оболочкой. На электронограммах ядерные участки выполнены пучками тонких нитей, свернутых жгутами.

Исследования ядерного аппарата актиномицетов позволили выявить в их цитоплазме участки меньшей оптической плотности, которые при окраске по Фельгену дают отчетливую положительную реакцию на ДНК и таким образом соответству-

ют нуклеоидам бактерий. По исследованиям Келленбергера, ядерные элементы актиномицетов состоят из пучков тонких нитей, но подчас наблюдаются и длинные ядерные тяжи.

Общими признаками для *Schizophyta* и актиномицетов являются: 1) наличие ядерного аппарата одинакового строения, представленного нуклеоидом; 2) наличие в цитоплазме многочисленных рибосом, иногда в виде цепочек, расположенных параллельными рядами; 3) наличие митохондрий в виде интраплазматических мембранных структур.

Общность сине-зеленых водорослей, бактерий и актиномицетов доказывается еще и тем, что для всех *Schizophyta* характерны фильтрующиеся вирусы — цианофаги, бактериофаги и актинофаги.

Каково происхождение группы *Schizophyta*, нам не известно. Предполагается, что исходными для нее были какие-то гетеротрофы. Последние, вероятно, были анаэробами, так как при своем возникновении атмосфера Земли молекулярного кислорода не содержала, хотя уже в катархейскую эру, возможно, образовалось незначительное количество свободного кислорода в силу воздействия космических излучений на пары воды в атмосфере.

Автотрофные организмы возникли очень рано, поскольку сине-зеленые водоросли, несомненно, существовали уже в енисейском периоде протерозоя. Автотрофные (хемотрофные) бактерии известны с архейской эры.

В отношении актиномицетов — организмов гетеротрофных — следует сказать, что они в ископаемом состоянии не известны, но поскольку их организация чрезвычайно примитивна, они, видимо, столь же древни, как и бактерии, с которыми имеют много общего. Возможно, что и некоторые актиномицеты являлись автотрофными организмами, если принять во внимание, что «клубеньковые актиномицеты», живущие в симбиозе с корнями ольхи и лоха, способны усваивать атмосферный азот.

В отношении филогенетического родства бактерий и сине-зеленых водорослей следует указать, что совсем недавно А. М. Пешковым (1939) были открыты промежуточные формы между этими двумя группами организмов в виде представителей рода *Caryophanon*, строение которых весьма напоминает строение трихомов осцилляторий, но в отличие от последних *Caryophanon*, как и *Oscillospira*, оказался обладателем типичных перитрихальных жгутиков.

Oscillospira в 1920 г. была описана Симонсом (Simons, 1920) как лишенная пигментов «шизофицея» (цианофицея), но еще раньше под названием *Oscillospira guilliermondi* ее описали Шаттон и Пэрар (Chatton, Perard, 1913). *Oscillospira* также являет пример перехода от цианофицей к бактериям.

Основную массу наиболее древней флоры сине-зеленых водорослей составляли одноклеточные организмы, известные еще из докембрийских (гуронских) отложений.

В кембрийских известняках найдены колониальные цианофицей. Это были бесформенные слизистые массы, содержавшие в этой слизи многочисленные округлые клетки. К. Б. Кордэ (1958) рассматривает их как простые колонии.

В силуре значительного развития достигают сложные колонии, сходные с современной *Gloeosarpsa*.

Однако уже в кембрии многочисленны и разнообразны нитчатые формы сине-зеленых водорослей, а в низах кембрия встречаются и их кустистые формы.

Предположительно, с известной степенью вероятности, можно считать, что эволюция сине-зеленых водорослей шла в направлении от одноклеточных форм к бесформенным слизистым колониям, затем к сложным колониям в виде войлокоподобных наростов и, наконец, к нитчатым, стелющимся по субстрату формам, образующим клубки из ветвящихся и простых нитей.

Автотрофия и большая пластичность сине-зеленых водорослей обусловили их хорошую приспособляемость к различным внешним условиям, которая позволила им сохраниться до настоящего времени, не претерпев сколько-нибудь значительной эволюции.

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA).

Тип зеленых водорослей подразделяется на три класса:

1. Равножгутиковые зеленые водоросли (*Isocontae*).
2. Конъюгаты (*Conjugatophyta*).
3. Харовые водоросли (*Charophyta*).

Р а в н о ж г у т и к о в ы е — центральная и наиболее разнообразная группа среди зеленых водорослей. Из них наиболее примитивны вольвоксовые, которые через полиблефаридовые филогенетически связываются со жгутиковыми (возможно, типа криптонад, поскольку среди них имеются формы, вырабатывающие крахмал). Полиблефаридовые представлены подвижными одноклеточными формами, лишенными клеточной оболочки и размножающимися путем деления.

От полиблефаридовых как прогрессивная ветвь отходят хламидомонадовые — формы одноклеточные, снабженные оболочкой и размножающиеся зооспорами, слиянием цельных вегетативных особей (гологамия) и половым путем в виде изогамии, гетерогамии и оогамии.

Все вольвоксовые представлены подвижными в вегетативном состоянии формами. Их эволюция шла в направлении потери подвижности особей и к переходу от одноклеточных форм

к колониальным и нитчатым. Среди вольвоксовых встречаются формы с подавленным подвижным состоянием во время вегетации. Таковы тетраспоровые, которые составляют естественный переход к одноклеточным протококковым, в вегетативном состоянии неподвижным.

Наиболее примитивные одноклеточные протококковые сходны с хламидомонадами, но лишены подвижности. Таковы, например, *Chlorococcum*, *Cystococcus*, *Eurpomonas*. Дальнейшая эволюция этих простейших шла в направлении увеличения размеров клетки, ее многоядерности, образования колониальных форм, утраты зооспор и полового размножения.

Исходной группой для протококковых являются одноклеточные, хлорококковые, которые через посредство тетраспоровых тесно примыкают к вольвоксовым.

В качестве прямого прогрессивного ряда от хлорококковых отошли гидродикциевые, например «водяная сеточка», — организмы колониальные, характеризующиеся многоядерными клетками и размножением зооспорами и половым путем в виде изогамии.

Другое направление эволюции протококковых представлено сценедесмовыми. Представители этого семейства характеризуются утратой полового воспроизведения и бесполым размножением автоспорами, что, по всей вероятности, связано с планктонным образом жизни представителей этого семейства. Примером может служить *Chlorella*.

Наиболее редуцированным в отношении способов размножения является семейство плеврококковых. Представители его характеризуются полным отсутствием зооспор и автоспор, полной утратой полового процесса и размножением путем вегетативного деления клеток. Пример — *Pleurococcus*.

Дальнейшая эволюция от протококковых шла в направлении возникновения многоклеточных нитчатых и пластинчатых форм, что привело к формам, объединяемым в порядок улотриковых. Примером нитчатых улотриковых может служить *Ulothrix*, пластинчатых — *Ulva*. *Ulva* в отличие от других зеленых водорослей обладает изоморфной сменой поколений — гаплоидным гаметофитом и диплоидным спорофитом, чередующимися между собой.

От протококковых же намечается переход к сифоновым многоядерным водорослям, характеризующимся неклеточным строением. Так, среди протококковых в семействе хлорококковых встречается одноклеточная крупная водоросль *Protosiphon*. Она многоядерная и, вероятно, дала начало сифоновым.

Изложенное позволяет наметить среди равножгутиковых следующую схему эволюции:

1. Flagellatae (Cryptomonadineae) — Volvocales (Polyblepharidaceae — Chlamydomonadinaceae — Volvocaceae).

2. Volvocales (Tetrasporaceae) — Protococcales (Chlorococcaceae — Hydrodictyaceae — Scenedesmaceae — Pleurococcaceae).

3. Protococcales (Chlorococcaceae — Protosiphon) — Siphonales.

4. Protococcales — Ulotrichales.

Сифоновые водоросли возникли еще в силурийский период и дали обильные формы, однако в более поздние геологические

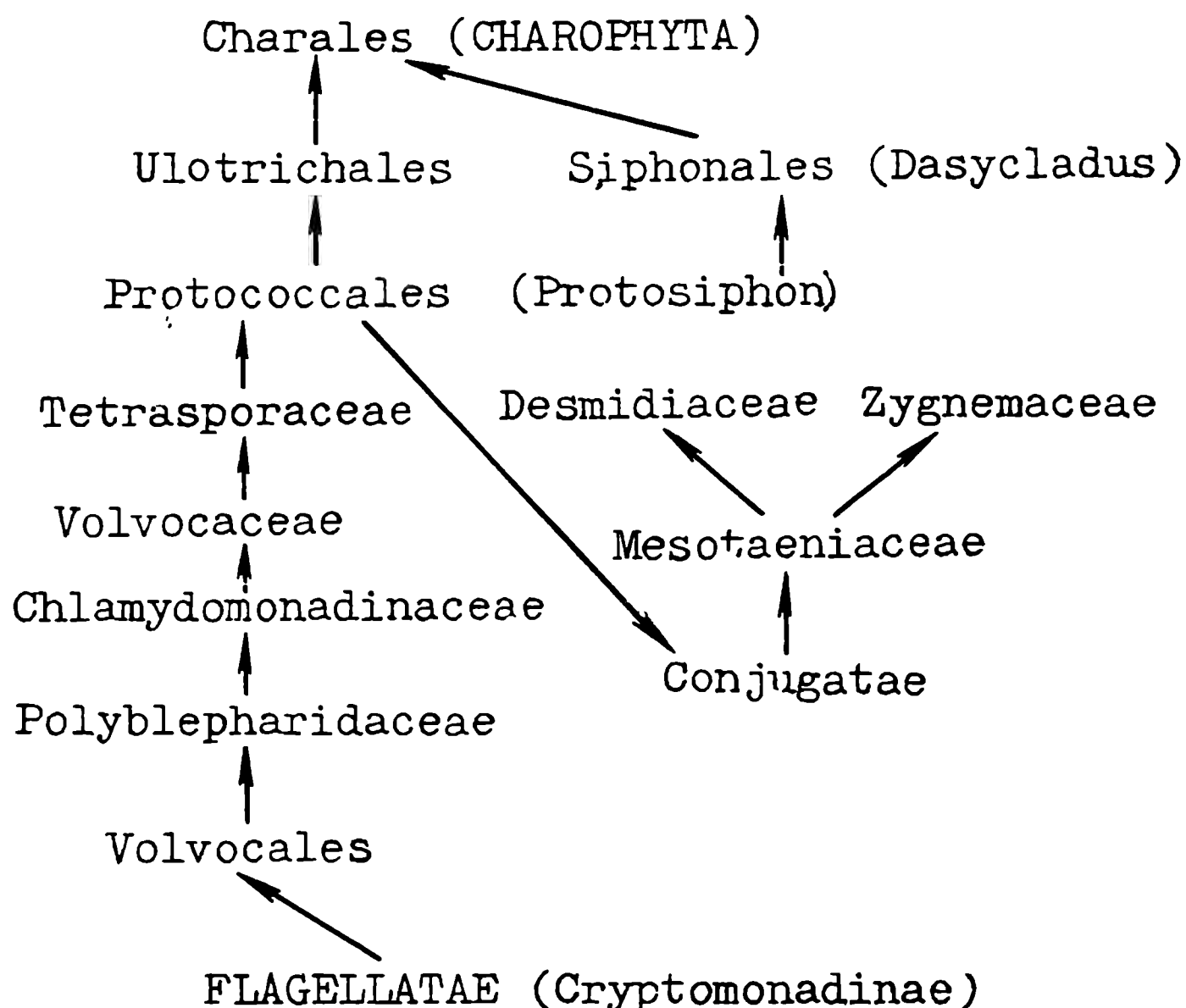


Схема филогенеза зеленых водорослей (Chlorophyta).

периоды (после триаса) постепенно пришли в упадок, представляя собой тупую линию эволюции равножгутиковых.

От протококковых, видимо, возникли простейшие конъюгаты как боковая линия эволюции равножгутиковых, отделившаяся от простейших одноклеточных хлорококковых. Можно предполагать, что протококковые типа одноклеточного хлорококка явились исходными для одноклеточных же мезотениевых, простейших форм конъюгат с их мало дифференцированной клеткой. От мезотениевых происходят десмидиевые, представленные одноклеточными (*Closterium*) и нитчатыми (*Desmidium*) формами, и зигнемовые.

Возможно также, что конъюгаты ведут начало от вольвоксовых типа хламидомонад, поскольку у некоторых из них при копуляции гамет, одетых оболочками, возникает подобие копу-

ляционного канала, столь характерного признака конъюгат.

Эволюция конъюгат выразилась в разнообразии внешней формы клеток (в особенности у десмидиевых), форм хроматофоров, в развитии нитчатых форм (в особенности у зигнемовых) и в уменьшении числа особей, возникающих из зиготы (у мезотениевых 4, у десмидиевых 2 и у зигнемовых 1).

Конъюгаты, как и сифоновые водоросли, представляют слепую ветвь эволюции зеленых водорослей.

Как уже упоминалось, харовые водоросли составляют самостоятельный класс зеленых водорослей. Однако некоторые систематики считают более правильным выделить эту группу водорослей в отдельный тип в силу сложного строения их, в особенности присущих им многоклеточных половых органов (Голлербах, 1971).

Появление харовых водорослей относится к девонскому периоду. Продолжают существовать они и в наше время. Древнейшие представители харовых — девонские роды *Trochiliscus*, *Palaeonitella*. Существовали харовые и в более поздние времена, например, род *Palaeochaeta* известен из карбона, род *Chaeta*, распространенный в пресных водах и в наше время, — из нижней юры (лайас).

Происхождение харовых не ясно, как и их филогенетические связи. По вегетативным органам харовые пытаются сблизить с улотриксовыми через род *Draparnaldiopsis*, у которого, как и у харовых, на стволе имеются длинные клетки междоузлий и короткие клетки узлов с отходящими от них мутовками боковых ветвей. Высказывалось и другое мнение, согласно которому харовые выводятся от мутовчатых представителей сифоновых, таких, например, как *Dasycladus*, что менее вероятно, поскольку харовые являются гаплоидами, а представители сифоновых диплоидны.

В общем харовые представляют слепую, далеко уклонившуюся ветвь ствола зеленых водорослей.

РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ, ИЛИ ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ (HETEROCONTAE)

Тип разножгутиковых водорослей (*Heterocontae seu Xanthophyta*) делится на четыре порядка:

1. *Heterochloridales* — подвижные в вегетативном состоянии формы (*Chloramoeba*, *Botryococcus*).

2. *Heterococcales* — неподвижные коккоидной структуры одноклеточные и колониальные формы (*Botrydiopsis*, *Halosphaera*).

3. *Heterotrichales* — нитчатые формы (*Conferva*).

4. *Heterosiphonales* — формы неклеточного строения (*Botrydium*, *Vaucheria*).

Для разножгутиковых характерно наличие клеток с двумя неравной длины и неодинакового строения жгутиками. В отличие от зеленых водорослей у разножгутиковых хроматофоры без пиреноидов, содержат много каротиноидов, что придает этим водорослям желтовато-зеленую окраску. Половой процесс (изогамный) известен лишь у немногих разножгутиковых. Формы одноклеточные, колониальные и нитчатые.

Альгологи полагают, что этот тип водорослей является относительно близким к хризомонадовым. Как и последние, они богаты каротиноидами и вырабатывают в качестве запасного продукта масло. Видимо, разножгутиковые развились от общих предков с хризомонадовыми.

Начинаясь монадными формами, разножгутиковые прошли путь эволюции, параллельный с эволюцией зеленых водорослей.

В начале ряда у разножгутиковых стоят формы, аналогичные вольвоксовым. Они, как и последние, обычно подвижны в вегетативном состоянии, размножаются прямым делением, способны образовывать слизистые колонии, аналогичные пальмеллевидной стадии вольвоксовых. Этот круг форм объединяется в порядок *Heterochloridales*.

Следующую ступень развития разножгутиковых представляют одноклеточные неподвижные формы, одетые твердой оболочкой. Эти формы объединяются в порядок *Heterococcales*, аналогичный протококковым зеленым водорослей.

Дальнейшая эволюция разножгутиковых привела к выработке нитчатых форм, составляющих порядок *Heterotrichales*, аналогичный улотриковым.

Последняя ступень эволюции разножгутиковых представлена порядком *Heterosiphonales*, аналогичным сифоновым зеленым водорослей.

Следовательно, эволюцию разножгутиковых можно представить в виде такого последовательного ряда:

общие предки хризомонадовых и разножгутиковых — *Heterochloridales* — *Heterococcales* — *Heterotrichales* — *Heterosiphonales*.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (DIAТОМЕАЕ)

Диатомовые водоросли — микроскопически мелкие одноклеточные, колониальные или нитчатые организмы буровато-желтого цвета, покрытые кремнею оболочкой (панцирем). Хроматофоры их в числе от одного до четырех имеют форму зернышек или пластинок. Пигменты в хроматофорах: хлорофилл «а» и «с», каротин, фукоксантин (бурый) и еще несколько ксантинов (диатомины). Крахмал не образуется. Запасные вещества представлены маслом и белком лейкозином.

Начало филогенеза диатомовых восходит к каким-то жгутиковым, поскольку у некоторых из них имеются жгутиковые стадии (зооспоры, сперматозоиды).

По пигментам хроматофоров диатомовые до известной степени сходны с хризомонадовыми: у тех и других запасные вещества представлены маслом и лейкозином. У диатомовых, как и у хризомонад, встречаются формы с пульсирующими вакуолями. Кроме того, некоторые из хризомонад в своих оболочках содержат кремнезем — вещество, характерное для оболочек диатомовых водорослей.

Диатомовые водоросли — группа сравнительно молодая. Ископаемые их известны с юрского периода (лайас, нижняя юра). Однако в большом количестве диатомовые появляются лишь начиная с мелового периода, становясь весьма обильными в третичное время. Бурное их развитие продолжается и в четвертичном периоде.

Из двух классов диатомовых водорослей более древним является класс *Centricae*, как в большей степени сохранивший связь со жгутиковыми, что выражается у него, например, в наличии зооспор. В классе *Pennatae* подвижные стадии в виде зооспор утрачены.

БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (РНАЕОРНУТА)

Бурые водоросли — по времени возникновения весьма древние растения. Так, в виде окаменелостей в силурийских и девонских слоях сохранились крупнейшие из бурых водорослей, относимые к роду *Prototaxites* (*Nematophycus*, *Nematophyton*). Слоевища их достигали в поперечнике от 20 см до метра.

Многие современные бурые водоросли также весьма крупны. Так, например, водоросль *Macrocystis*, растущая в морях на глубине 10—20 м, достигает в длину 60 м, пальмовидная постельсия (*Postelsia palmaeformis*) вырастает до 60 м в высоту и несет на вершине крону ланцетовидно изогнутых «листьев», да и ламинарии нередко достигают размеров в 40 м. Имеются, однако, и мелкие формы — в пределах нескольких миллиметров. Все бурые водоросли — растения многоклеточные; среди них нет ни одноклеточных, ни колониальных форм.

В связи с крупными размерами тела бурых водорослей расчленены на ткани, хотя и примитивные по своему строению (покровные, механические, проводящие, ассимиляционные).

Большинство бурых водорослей — обитатели морей.

Для бурых водорослей весьма характерна смена полового и бесполого поколений, причем у разных представителей чередование поколений имеет разные формы, что позволяет различать три группы:

1. Водоросли изогенераторные, у которых гаметофит и спорофит морфологически одинаковы и половое поколение отли-

чается от бесполого только тем, что на нем развиваются половые органы, а на бесполом — органы спороношения (*Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Dictyota*, *Dilophus*).

2. Водоросли гетерогенераторные с чередованием поколений, различающихся своей морфологией и величиной. При этом у одних видов (*Laminaria*, *Postelsia*, *Lessonia*, *Macrocystis*) доминирует бесполое поколение, а у других (*Cutleria* — *Aglaozonia*) — гаметофит.

3. Водоросли циклоспоровые, включающие в себя лишь один порядок фукусовых (*Fucales*). У циклоспоровых чередование поколений отсутствует, вся водоросль является диплоидной, гаплоидны лишь гаметы, возникающие в многоклеточных гаметангиях путем редукционного деления прямо на диплоидной особи. Спорофит как таковой отсутствует, хотя водоросль диплоидна.

По характеру чередования поколений бурые водоросли даже более дифференцированы по сравнению с высшими растениями, у которых наблюдается лишь два вида чередования поколений: или спорофит доминирует над гаметофитом (спорофитная линия эволюции высших растений), или, наоборот, доминирующим является гаметофит (гаметофитная линия эволюции высших растений, представленная только моховидными).

Особенностью бурых водорослей является наличие у них многоклеточных гаметангиев. Этот признак характерен для высших растений (исключение составляют лишь харовые водоросли, обладающие также многоклеточными гаметангиями).

Наиболее вероятно родство бурых водорослей с хризомонадовыми; у тех и других имеется пигмент фукоксантин, хлорофиллы «а» и «с» и каротиноиды каротин и ксантофил. У хризомонадовых встречаются ветвистые формы, например *Rhaeothamnion*, который, как и бурые водоросли, производит зооспоры с двумя неравными жгутиками. Сходство состоит и в том, что и бурые водоросли, и хризомонадовые вырабатывают в качестве запасных веществ масло и углеводы иного строения, чем крахмал.

Эволюция бурых водорослей шла от изогамии к гетерогамии и оогамии, от малого таллома к крупному и очень крупному, к усложнению анатомического строения, к подавлению в цикле развития гаметофита до полного его исчезновения (у фукусовых).

От исходных хризомонадовых возникли две ветви развития бурых водорослей, одна из которых характеризуется интеркалярным ростом, а другая — верхушечным.

Наиболее примитивными формами с интеркалярным ростом являются представители порядка *э к т о к а р п о в ы х*. От последних производятся кутлериевые, сближающиеся с ними

размножением зооспорами (развиваются в одноклеточных зооспорангиях), а также подвижными гаметами (развиваются в многоклеточных гаметангиях).

Порядок кутлериевых по сравнению с эктокарповыми — более прогрессивная группа, поскольку обладает установившимися чертами воспроизведения. У некоторых же эктокарповых на спорофите иногда возникают не только зооспорангии, но вдобавок и многоклеточные гаметангии. В то же время среди эктокарповых имеются и представители с вполне правильным чередованием двух поколений: спорофита с одноклеточными зооспорангиями и гаметофита с многоклеточными гаметангиями, например у *Pylaiella littoralis*.

Эволюционный ряд бурых водорослей с интеркалярным ростом завершают ламинариевые. Половое воспроизведение у них эволюционировало от изогамии эктокарповых к гетерогамии кутлериевых и далее к оогамии ламинариевых.

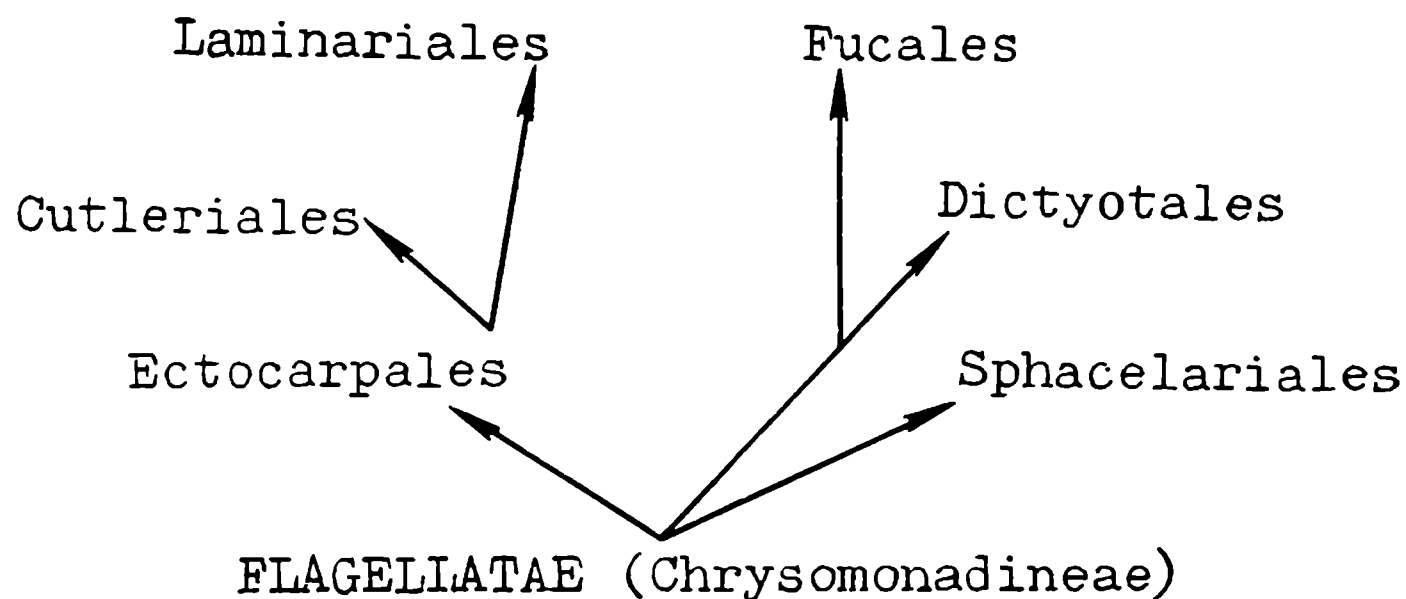


Схема филогенеза бурых водорослей (Phaeophyta).

Второй ряд бурых водорослей, для которого характерен верхушечный рост, намечается от хризомонадовых к сфацеляриевым, стоящим примерно на одном эволюционном уровне с эктокарповыми. Как и многие эктокарповые, они в начале онтогенеза образуют стелющиеся по субстрату нити, срастающиеся затем нередко в пластинку («подошву»), от которой вырастают характерные части таллома в виде вертикальных ветвящихся щетинок с верхушечной меристематической клеткой.

Сфацеляриевые, как и эктокарповые, — водоросли изогенераторные.

Дальнейшая эволюция от сфацеляриевых привела к диктиотовым — растениям также изогенераторным. В качестве представителей назовем роды *Distyota*, *Dilophus*, *Padina*.

Диктиотовые размножаются при помощи лишенных подвижности апланоспор, развивающихся по 4 в спорангии, вслед-

ствие чего эти споры обычно называются тетраспорами. Неподвижные тетраспоры — одно из отличий диктиотовых от сфацеляриевых, бесполое размножение которых осуществляется при помощи зооспор. Другое их отличие — твердо установившееся чередование поколений и половое размножение в виде оогамии.

Эволюционный ряд бурых водорослей с верхушечным ростом завершают фукусовые, для которых характерно полное подавление спорообразования на диплоидной фазе и размножение исключительно половым путем при помощи гамет, развивающихся на этой фазе. Таким образом, у фукусовых, по существу, чередование поколений отсутствует.

В общем эволюцию бурых водорослей можно представить в виде следующей схемы.

От исходных хризомонадовых (или от их общих предков с бурыми водорослями) отошли две линии, одна из которых, с интеркалярным ростом таллома, составила ряд эктокарповые — кутлериевые — ламинариевые; другая, с верхушечным ростом, — ряд сфацеляриевые — диктиотовые — фукусовые.

КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYTA)

Красные водоросли (багрянки) — почти исключительно морские растения. Таллом их многоклеточный, всегда прикрепленный к субстрату. Хроматофоры у большинства в клетке многочисленные, дисковидные или в виде небольших лопастных пластинок.

По характеру пигментов в хроматофорах красные водоросли сходны с водорослями сине-зелеными. Они также содержат фикоциан, фикоэритрин, каротин, ксантофил и хлорофилл «а». Кроме того, хроматофоры красных водорослей содержат еще хлорофилл «d», встречающийся только у них. Сходство с сине-зелеными водорослями выражается еще и в том, что они не имеют жгутиковых стадий и клеточные оболочки у красных водорослей целлюлозно-пектиновые, сходные с пектиновыми клеточными оболочками сине-зеленых водорослей. Но в то время как у сине-зеленых водорослей запасным продуктом является гликоген (отчасти волютин и цианофицин), у красных водорослей таковым служит масло и особый полисахарид — багрянковый крахмал, окрашивающийся иодом в красно-бурый цвет. Пиреноиды у большинства красных водорослей не образуются.

Указанные черты сходства красных водорослей с сине-зелеными говорят в пользу какого-то, хотя и очень отдаленного родства этих водорослей. Однако различия в строении клетки и способах размножения не позволяют установить у этих типов водорослей определенные родственные связи.

Возникновение красных водорослей относится, по всей вероятности, к глубокой древности. Так, в геохронологической таблице в книге А. Вологодина «Древнейшие водоросли СССР» появление красных водорослей отнесено к синийскому периоду (протерозой). Достоверные же ископаемые находки красных водорослей приурочены к более позднему времени — к меловому периоду. Все же древнее происхождение красных водорослей считается несомненным, поскольку они достигли весьма высокого развития. Впрочем, остатки багрянок в виде соленопор известны уже с кембрия.

Красные водоросли делятся на два класса:

1. Бангиевые (Bangieae). Небольшая группа низкорганизованных, наиболее примитивных форм, характеризующихся наличием в их клетках крупного звездчатого хроматофора с центральным пиреноидом. Карпогон без трихогины, после оплодотворения делится на 8 гаплоидных карпоспор. Диплоидна лишь зигота. Чередование поколений отсутствует. Бесполое размножение моноспорами.

2. Флоридеи (Florideae). К ним относится подавляющее большинство красных водорослей. Характеризуются мелкими постенными хроматофорами без пиреноидов, наличием карпогона с трихогиной. У всех флоридей, кроме порядка немалионовых, имеет место изоморфное чередование поколений. У немалионовых чередования поколений нет и диплоидной является лишь зигота, бесполое размножение осуществляется, как и у бангиевых, моноспорами, у всех же остальных — тетраспорами.

При половом воспроизведении у немалионовых из карпогона, состоящего из брюшной части и широкой трихогины, развивается цистокарпий в виде тесной группы гаплоидных карпоспор. Как видим, немалионовые процессом размножения близки к бангиевым.

В порядке криптомиевых процесс оплодотворения значительно усложняется. Карпогон, обладающий длинной трихогиной, после оплодотворения развивает длинные спорогенные нити, называемые ообластемными, причем последние подходят к размещенным в разных местах таллома ауксилярным клеткам, отличающимся от обычных вегетативных клеток более крупными размерами и густой цитоплазмой, и сливаются с ними. Слияние ообластемных нитей с ауксилярными клетками не сопровождается слиянием их ядер, и, таким образом, никакого двойного оплодотворения здесь не происходит.

На месте каждого слияния ообластемной нити с ауксилярной клеткой образуется короткий вырост, содержащий ообластемное ядро. Последнее неоднократно делится, образуя кучку диплоидных карпоспор — цистокарпий. Каждая карпоспора дает начало диплоидному спорофиту, производящему гаплоид-

ные тетраспоры, из которых в дальнейшем развивается гаметофит. Чередование поколений у криптонемиевых изоморфное.

Для церамиевых характерно тесное соединение карпогона с ауксилярными клетками. После оплодотворения брюшная часть карпогона делится на две клетки и дает два коротких выроста, соответствующих ообластным нитям. Каждая из них переливает свое содержимое в прилегающую к ней ауксилярную клетку. В результате образуются две кучки диплоидных

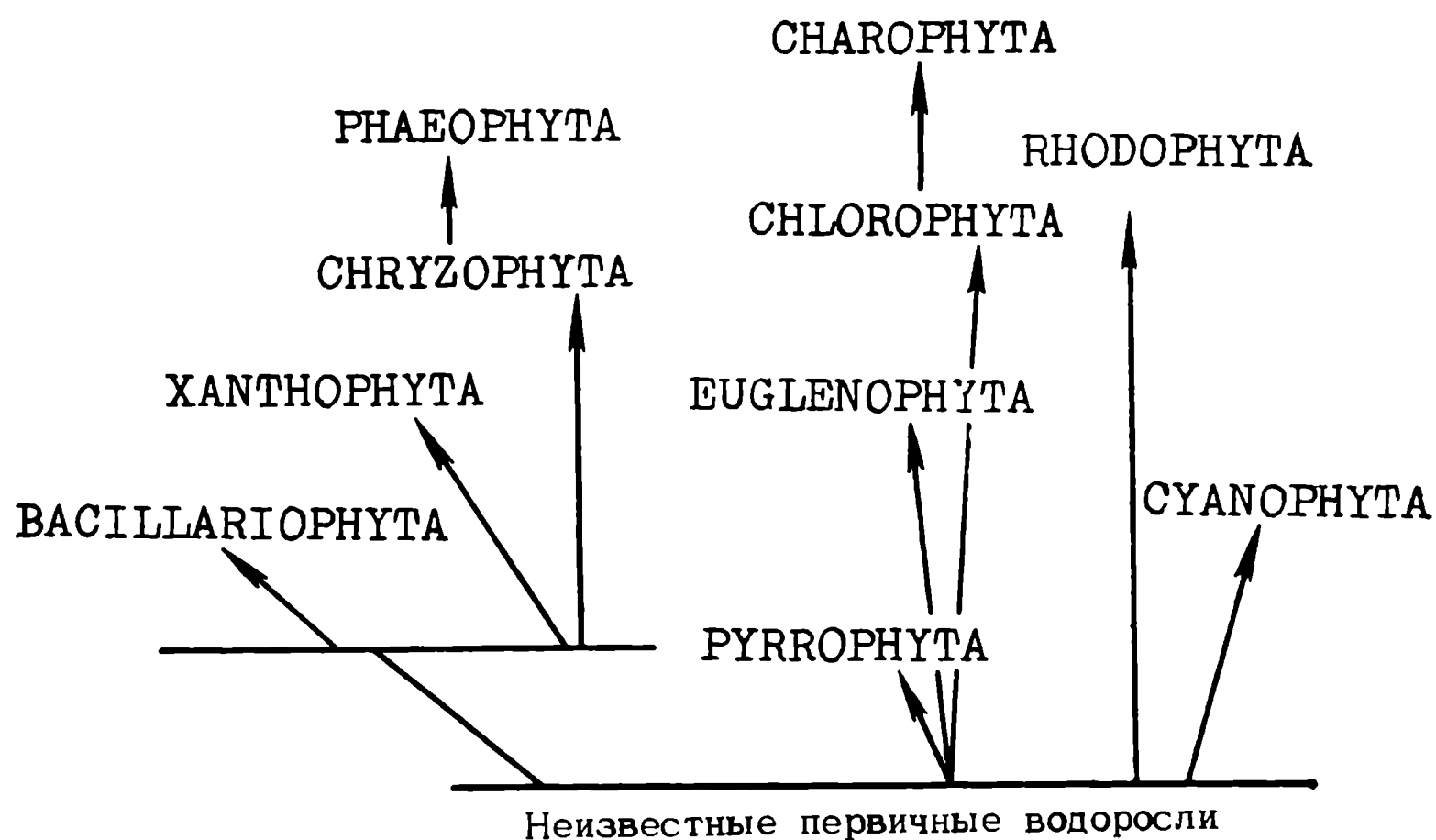


Схема филогенеза водорослей (по Полянскому, 1956).

карпоспор — два цистокарпия. Карпоспоры, как и у криптонемиевых, развивают бесполое поколение, образующее тетраспоры. Чередование поколений изоморфное.

Эволюция в пределах красных водорослей шла от примитивных бангиевых к примитивным же флоридеям — немалионовым, для которых, как и для бангиевых, характерно отсутствие чередования поколений и размножение моноспорами.

От немалионовых путем усложнения процесса оплодотворения эволюция привела к криптонемиевым. Последние по сравнению с немалионовыми являют несомненный прогрессивный шаг, поскольку здесь имеет место смена поколений и возникновение ауксилярных клеток, которые, однако, еще мало дифференцированы и разбросаны по таллому без особого порядка.

Дальнейший ход эволюции привел к тому, что ауксилярные клетки оказались придвинутыми к карпогону, чем было обеспечено более надежное их слияние с выростами карпогона. Эта эволюция осуществилась у церамиевых.

Таким образом, для красных водорослей мы можем построить следующий эволюционный ряд: Bangieae — Florideae (Nemalionales — Cryptonemiales — Ceramiales).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ, МИКСОМИЦЕТОВ И ЛИШАЙНИКОВ

ГРИБЫ (FUNGI)

Грибы составляют в растительном мире обширный самостоятельный тип Fungi. Тип этот весьма древний. В ископаемом состоянии остатки грибов впервые наблюдаются с силура и девона, причем все известные ископаемые формы грибов удивительно напоминают современные.

В отношении происхождения грибов и их филогенеза нет единого мнения. Одни микологи полагают, что разные группы грибов в своем происхождении полифилетичны и не зависят друг от друга. При этом за исходные формы для низших грибов большинство исследователей принимало зеленые водоросли, а для высших — красные. Так, Сакс (1870), например, выводил оомицеты из сифоновых водорослей, зигомицеты — из конъюгат, дрожжи — из протококковых, другие исследователи — аскомицеты — из колеохэтовых, ржавчинные грибы — из красных водорослей, третьи — базидиомицеты — из харовых водорослей и т. д.

Основатели современной микологии, де Бари (1831—1888) и Брефельд (1839—1925), стояли на точке зрения монофилетического происхождения грибов и выводили их из зеленых водорослей, специально из сифоновых, с которыми у многих простейших представителей имеются черты значительного сходства в строении и размножении. Отсутствие у грибов хлорофилла при этом рассматривалось как результат утраты его в связи с сапрофитизмом и паразитизмом грибов.

С другой стороны, ряд ученых, в частности Х. Гоби (1916), А. А. Яценский (1927), а еще ранее французский цитолог Данжар (1886), придерживаясь точки зрения монофилетизма грибов, не считают возможным выводить грибы из водорослей и полагают, что начало грибам дали какие-то жгутиковые, причем последние могли быть и не зелеными, и отсутствие хлорофилла у грибов можно рассматривать как первичное их свойство.

Большинство современных микологов полагают, что грибы происходят от бесцветных жгутиковых, причем считается бес-

спорным существование у низших грибов трех параллельных эволюционных рядов: одножгутиковых Uniflagellatae, двужгутиковых Biflagellatae и безжгутиковых Aflagellatae (Гобн, 1916; Ячевский, Курсанов, 1940).

Современное состояние наших знаний говорит в пользу того, что грибы представляют единую естественную группу, бу-

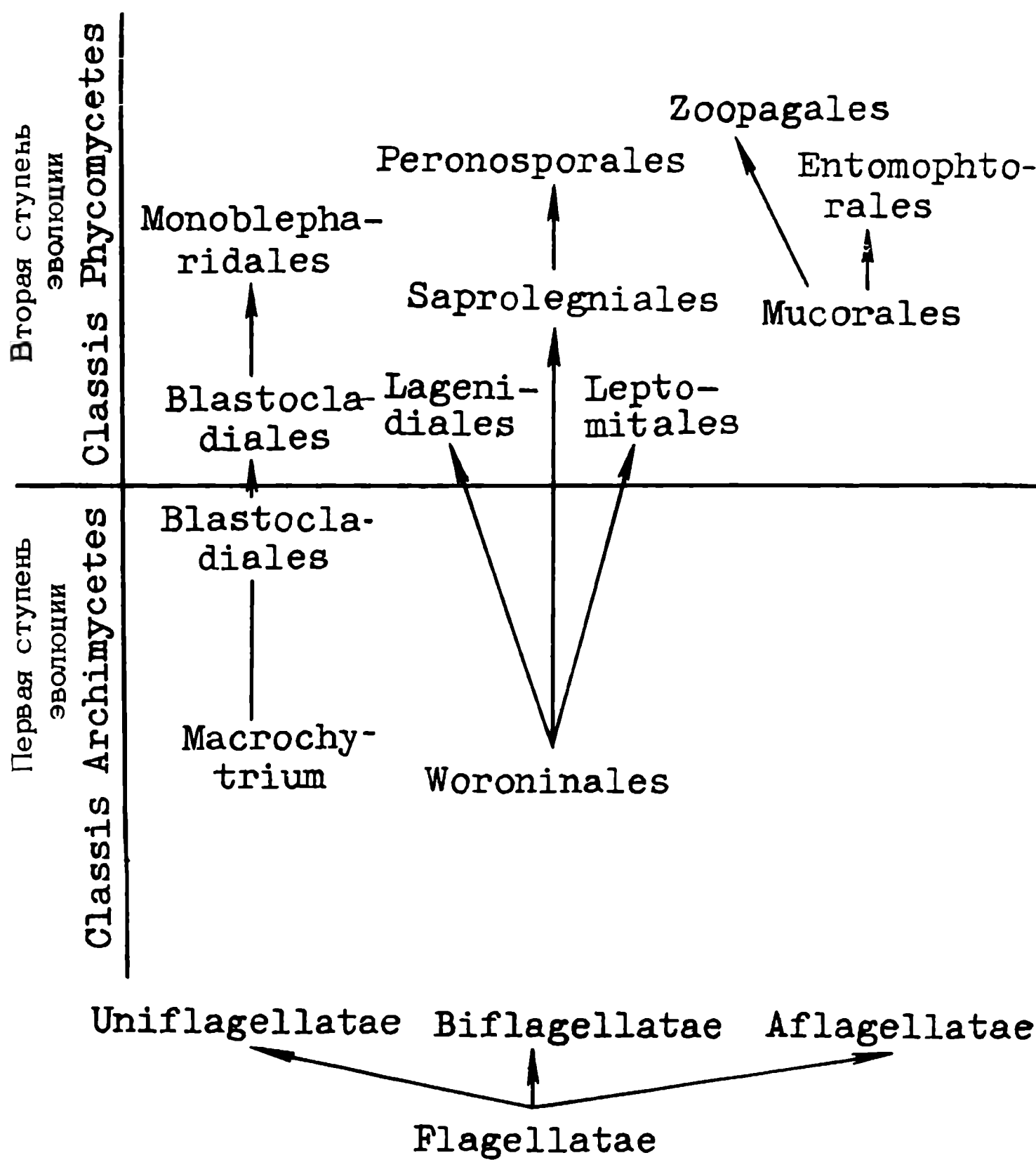


Схема филогенеза низших грибов (по Грибову, 1971).

дучи построенными по одному постепенно усложняющемуся плану. В основу филогенетической систематики грибов всеми авторами кладется характер полового воспроизведения грибов. Искусственно грибы делят на две большие группы — грибы низшие и грибы высшие. Для первых характерен нечленистый мицелий, для вторых — членистый, т. е. разделенный на клетки.

Низшие грибы делятся на два класса:

1. Архимицеты (*Archimycetes*). Мицелий либо отсутствует, либо слабо развит. Половой процесс в виде копуляции изогамет или в виде слияния вегетативных особей.

2. Фикомицеты (*Phycomycetes*). Мицелий всегда хорошо развит, неклеточного строения. Половой процесс оогамный (оомицеты) или зигогамный (зигомицеты).

Высшие грибы делятся на три класса:

3. Аскомицеты (*Ascomycetes*). Для них типично сумчатое спороношение.

4. Базидиомицеты (*Basidiomycetes*). Размножаются при помощи базидиального спороношения.

5. Несовершенные грибы (*Fungi imperfecti*). Половое воспроизведение у этих грибов отсутствует.

Архимицеты (*Archimycetes*)

Архимицеты делятся на два порядка:

1. Миксохитридиевые (*Muxochytridiales*). Характеризуются полным отсутствием мицелия и наличием вегетативного тела в виде голой протоплазматической массы.

2. Микохитридиевые (*Mycochytridiales*). У них развивается зачаточный мицелий в виде тончайших нитей, лишенных ядер и отходящих от тела гриба, одетого в вегетативном состоянии оболочкой и содержащего клеточное ядро.

Известный миколог Л. И. Курсанов (1940), а затем и большинство систематиков признают филогенетическую близость миксохитридиевых и микохитридиевых, объединяя эти группы грибов в единый класс архимицетов, поскольку они имеют ряд общих черт (например, очень характерно построенные одножгутиковые зооспоры, свойственные большинству их). Зооспоры у большинства миксохитридиевых и микохитридиевых имеют вид округлых, слегка амебообразных телец с одной каплей масла внутри и одним длинным жгутиком (кроме ворониновых, обладающих двужгутиковыми зооспорами).

Считая правильным объединение миксохитридиевых и микохитридиевых грибов в единую группу — класс архимицетов, следует признать, что все три группы низших грибов — *Uniflagellatae*, *Biflagellatae*, *Aflagellatae* — имеют общее происхождение, причем исходной группой, по-видимому, нужно считать одножгутиковые (*Uniflagellatae*), т. е. миксохитридиевые. Микохитридиевые как грибы, обладающие мицелием, хотя бы и слабо развитым, и телом, одетым с самого начала прорастания зооспоры оболочкой, следует выводить в качестве прогрессивной группы от миксохитридиевых.

По мнению Курсанова (1940), наиболее близкое родство микохитридиевые обнаруживают с центральной группой миксохитридиевых *Olpidiaceae*, поскольку строение зооспор и зоо-

спорангиев и процесс размножения в этих двух группах архимитетов отличаются большим сходством.

Довольно ясны родственные связи между *Olpidiaceae* и *Synchytriaceae*, которые занимают среди миксохитридиевых центральное положение и обнаруживают наиболее выраженную грибную природу. Менее ясно положение *Woroninaceae*, резко отличающихся строением своих двужгутиковых асимметричных зооспор. Такой тип зооспор не встречается среди *Mycoschytridiales*, с которыми можно связывать центральные группы миксохитридиевых (*Olpidiaceae* и *Synchytriaceae*). С другой стороны, ворониновые можно связывать с двужгутиковыми оомицетами, поскольку последние имеют такого же строения двужгутиковые зооспоры. Отсюда делается заключение, что ворониновые следует рассматривать как прогрессивную среди миксохитридиевых группу, переходную к оомицетам. Дальнейшее их развитие можно видеть в сапролегниевых (*Saprolegniales*), а также в порядках *Lagenidiales* и *Leptomitales*. Продолжением этого ряда являются неподвижные формы низших грибов группы *Aflagellatae*, которые в процессе эволюции утратили подвижные стадии (порядки *Mucorales*, *Entomophthorales* и др.). Тенденция к потере подвижности наблюдается в двужгутиковом ряду в порядке *Lagenidiales* и наиболее ярко выражена в порядке *Saprolegniales* (роды *Aplanes*, *Geolegma*, *Leptolegma*). Продолжением этого филогенетического ствола являются высшие грибы — аскомицеты и базидиомицеты.

С другой стороны, одножгутиковые *Mycoschytridiales* пошли и по пути дальнейшего развития одножгутиковых форм — порядки *Blastocladales* и далее *Monoblepharidales* в виде слепой линии.

Все *Mycoschytridiales* обладают одножгутиковыми зооспорами. Этим признаком, как указано выше, они легко связываются через *Blastocladales* с одножгутиковыми оомицетами порядка *Monoblepharidales*. Труднее установить происхождение двужгутиковых оомицетов от *Mycoschytridiales*, поскольку последние являются обладателями одножгутиковых зооспор и притом иного строения, чем двужгутиковые зооспоры оомицетов. В связи с этим кажется более правильным рассматривать *Mycoschytridiales* как группу, давшую две линии развития — одну, переходную через ворониновых (возможно, через вымершую двужгутиковую группу каких-то миксохитридиевых) к двужгутиковым оомицетам *Saprolegniales* — *Peronosporales*, и другую, одножгутиковую, переходную к более высоко развитым порядкам (через примитивные *Rhizidiaceae* к *Cladochytriaceae* — *Hyalochytriaceae*).

К порядку миксохитридиевых некоторые систематики относят семейство *Plasmodiophoraceae*. Однако это семейство

сильно отклоняется по своей организации от остальных миксохитридиевых и сближается с типом *Mucromycetes*. Обоснование взглядов на положение в системе *Plasmodiophoraceae* помещено в главе, посвященной миксомицетам.

Фикомицеты (*Phycomycetes*)

Следующая ступень в эволюционном развитии грибов — фикомицеты, которые выделяются в отдельный класс. По характеру полового процесса фикомицеты подразделяются на два подкласса:

1. О о м и ц е т ы (*Oomycetes*). Для них характерен оогамный половой процесс.

2. З и г о м и ц е т ы (*Zygomycetes*). Характеризуются половым процессом в виде зигогамии.

Большинство оомицетов при бесполом размножении образует зооспоры, у зигомицетов бесполое размножение осуществляется при помощи неподвижных спор.

О о м и ц е т ы (*Oomycetes*). Из четырех порядков, на которые подразделяется подкласс оомицетов, лишь у одного развиваются зооспоры и сперматозоиды одножгутиковые (порядок моноблефаридовых — *Monoblepharidales*), у остальных трех порядков (*Ancylistales*, *Saprolegniales*, *Peronosporales*) зооспоры двужгутиковые, а сперматозоиды не образуются (оплодотворение совершается антеридием без обособленных сперматозоидов).

Наиболее примитивными являются представители порядка моноблефаридовых, который примыкает филогенетически к высшим миксохитридиевым как дальнейшая ступень прогрессивной эволюции последних. Особенно ясно выступает эта связь между *Blastocladiaceae* — семейство моноблефаридовых — и родом *Mucoschytrium* из высших миксохитридиевых: на нее указывает не только строение зооспор, но и чрезвычайно сходное строение таллома.

Бластокладиевые — водные сапрофитные организмы, отличающиеся от остальных оомицетов половым процессом в виде гетерогамии. Типичный представитель бластокладиевых — род *Blastocladia*. У видов этого рода таллом состоит из крупной цилиндрической клетки, от нижнего конца которой отходят ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а от верхнего — ветвящиеся гифы, несущие органы размножения. По своему развитию эта клетка соответствует центральной части таллома хитридиевых, представляя разросшееся тело зооспоры, развившей с одного конца ризоиды, а с другого — гифы.

Отсюда видно, что *Blastocladiaceae* представляют переход от *Mucoschytridiales* к оомицетам и составляют начальную ступень эволюции оомицетов, переходную от *Archimycetes*.

Моноблефаридовые происходят, вероятно, от каких-то одножгутиковых архимицетов типа *Macrochytrium* и *Blastocladia*, являясь группой, заканчивающей эволюцию одножгутиковых простейших грибов.

Другой ряд оомицетов — порядки *Ancylistales*, *Saprolegniales*, *Peronosporales* — не имеет ясных связей с архимицетами, хотя среди последних известны двужгутиковые представители, объединяемые в семейство ворониновых из порядка *Muchochytridiales*.

Некоторые систематики допускают, что промежуточные формы, связующие оомицеты с двужгутиковыми архимицетами, могли вымереть. Поэтому можно допустить (Курсанов, 1940), что двужгутиковые оомицеты связываются филогенетически с архимицетами, хотя и очень отдаленно. В качестве начальных форм эволюции ряда двужгутиковых оомицетов следует считать *Saprolegniales* и низшие *Peronosporales*, такие, как *Pythium* и другие *Pythiaceae*, которые не так уж далеки по своей организации от архимицетов.

Низшие представители пероноспоровых, объединяемые в группу питиевых, являются большей частью водными сапрофитами. Их неклочный мицелий отчасти пронизывает субстрат, отчасти идет свободно и на этих свободных гифах образует как половые органы, так и органы бесполого размножения. Например, *Pythium debaryanum* широко распространен как почвенный сапрофит, но вместе с тем способен паразитировать на корнях многих травянистых и древесных растений, вызывая их массовую гибель. Зооспорангии у этого вида или прорастают на месте своего образования в виде бокового пузыря, из которого по опадении зооспорангия выбегают зооспоры, или опадают целиком, как споры. Другой широко распространенный вид питиевых — *Phytophthora infestans* — картофельный гриб. Этот паразитный гриб может развиваться и в сапрофитных условиях, к которым, однако, он гораздо менее приспособлен. У фитофторы спорангии способны функционировать не только как зооспорангии, но и как конидии, которые прорастают прямо в мицелий, не образуя зооспор. Таким образом, у питиевых, представленных в основном водными формами, намечается переход к наземному существованию, которое отчетливо выражено, например, у фитофторы, сохранившей еще признак водных форм — образование зооспор, хотя у нее зооспорангии при некоторых условиях уже функционируют в качестве конидий.

Высшие пероноспоровые, объединяемые в семейства *Peronosporaceae* и *Albuginaceae*, уже приспособлены к наземной жизни. В общем среди порядка пероноспоровых вполне отчетливо прослеживается эволюция от водной к наземной жизни и вместе с тем от сапрофитизма к высоко приспособленному паразитизму.

Эволюцию оомицетов можно представить в следующем виде. В одну сторону от архимицетов отошли формы, переходные к моноблефаридовым, в виде представителей семейства бластокладиевых, в другую—двужгутиковые формы, близкие к архимицетам, в виде сапролегниевых и простейших Pythiaceae, эволюционировавших в сторону пероноспоровых (Peronosporaceae).

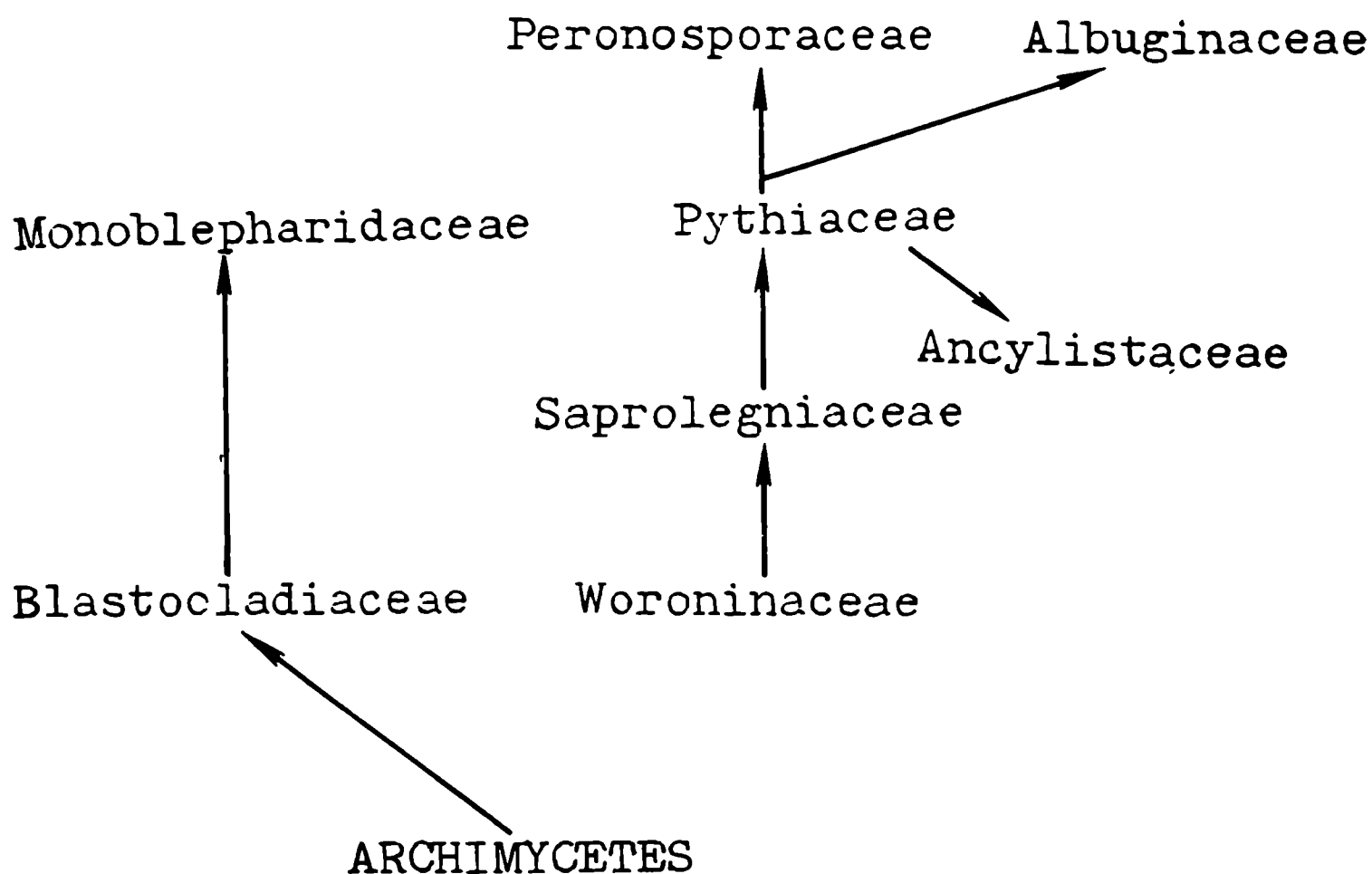


Схема филогенеза оомицетов (по Курсанову, 1940).

З и г о м и ц е т ы (Z y g o m y c e t e s). Зигомицеты — почти исключительно наземные сапрофитные грибы. Как приспособившиеся к наземному существованию зигомицеты лишены подвижных стадий, зооспор не образуют. Для них характерен половой процесс — зигогамия. Бесполое размножение осуществляется в одних случаях спорангиоспорами, в других — конидиями.

Подкласс зигомицетов делится на два порядка:

1. Мукоровые (Mucorales).
2. Энтомофторовые (Entomophthorales).

У мукоровых мицелий хорошо развит, в типе он неклеточный, лишь иногда в более старых воздушных гифах появляются перегородки. Бесполое размножение осуществляется при помощи спорангиоспор, только у немногих — конидиями; половое размножение — в виде типичной зигогамии.

Мукоровые — типичные сапрофиты, и лишь немногие паразитируют на других мукоровых или на высших позвоночных.

В противоположность мукоровым энтомофторовые характеризуются слабо развитым мицелием, который вначале имеет

неклеточное строение, но затем делается многоклеточным или распадается на отдельные клетки. Бесполое размножение исключительно конидиями, половой процесс — зигогамия.

Энтомофторовые — преимущественно паразиты на насекомых.

Происхождение зигомицетов менее ясное, чем оомицетов. Сторонники полифилетического происхождения грибов выводят зигомицеты от зеленых водорослей вроде современных конъюгат на основе сходства полового процесса у тех и у других.

Однако это сходство только внешнее, так как у конъюгат при половом процессе сливаются одноядерные вегетативные клетки, а у зигомицетов — многоядерные гаметангии.

Кроме того, нельзя упускать из виду, что у этих групп растений имеются коренные различия в строении вегетативного тела: у конъюгат оно сложено из одноядерных клеток, а у наиболее типичных зигомицетов, каковыми являются мукоровые, тело представлено многоядерным мицелием. Происхождение его из клеточных нитей конъюгат мало вероятно.

С точки зрения сторонников монофилетического происхождения грибов у зигомицетов родственные связи (правда, не очень ясные) имеются скорее с архимицетами. Промежуточные формы между архимицетами и зигомицетами не известны. Зигомицеты в своей приспособленности к наземному существованию слишком далеко отошли от типично водных первичных архимицетов и, естественно, могли утратить связующие с архимицетами формы.

Родство с архимицетами у зигомицетов может основываться только на форме полового процесса в виде зигогамии, которая не совсем чужда для архимицетов. Намек на зигогамию у них можно видеть в половом процессе, например у *Polyrhagus* или *Zygorhizidium*, где он осуществляется слиянием двух вегетативных клеток через посредство образуемых между ними копуляционных отростков.

Некоторые авторы (Головин, 1964) производят зигомицеты от оомицетов типа сапролегниевых, поскольку среди последних имеются роды (*Aplanes*, *Geolegma*, *Leptolegma*) с ярко выраженной тенденцией к утрате подвижных стадий. Таким образом намечается родственная связь зигомицетов с оомицетами, хотя и очень отдаленная, поскольку эти две группы резко отличаются типом полового процесса.

Подкласс зигомицетов эволюционировал в направлении перехода от многоспоровых спорангиев к конидиям. Такого рода переход можно проследить, например, в семействе *Chaetocladaceae*, у его отдельных представителей сохраняются многоспоровые спорангии, а у других число спор в спорангии уменьшается до одной с превращением его в конидию. Переход от

спорангиоспор к конидиям наблюдается и в других семействах зигомицетов, в частности у Choanephoraceae (например, в родах Blakeslea, Choanephora) и Piptocephalidaceae. В общем переход от спорангиев к конидиям среди зигомицетов прослеживается вполне четко и ясно.

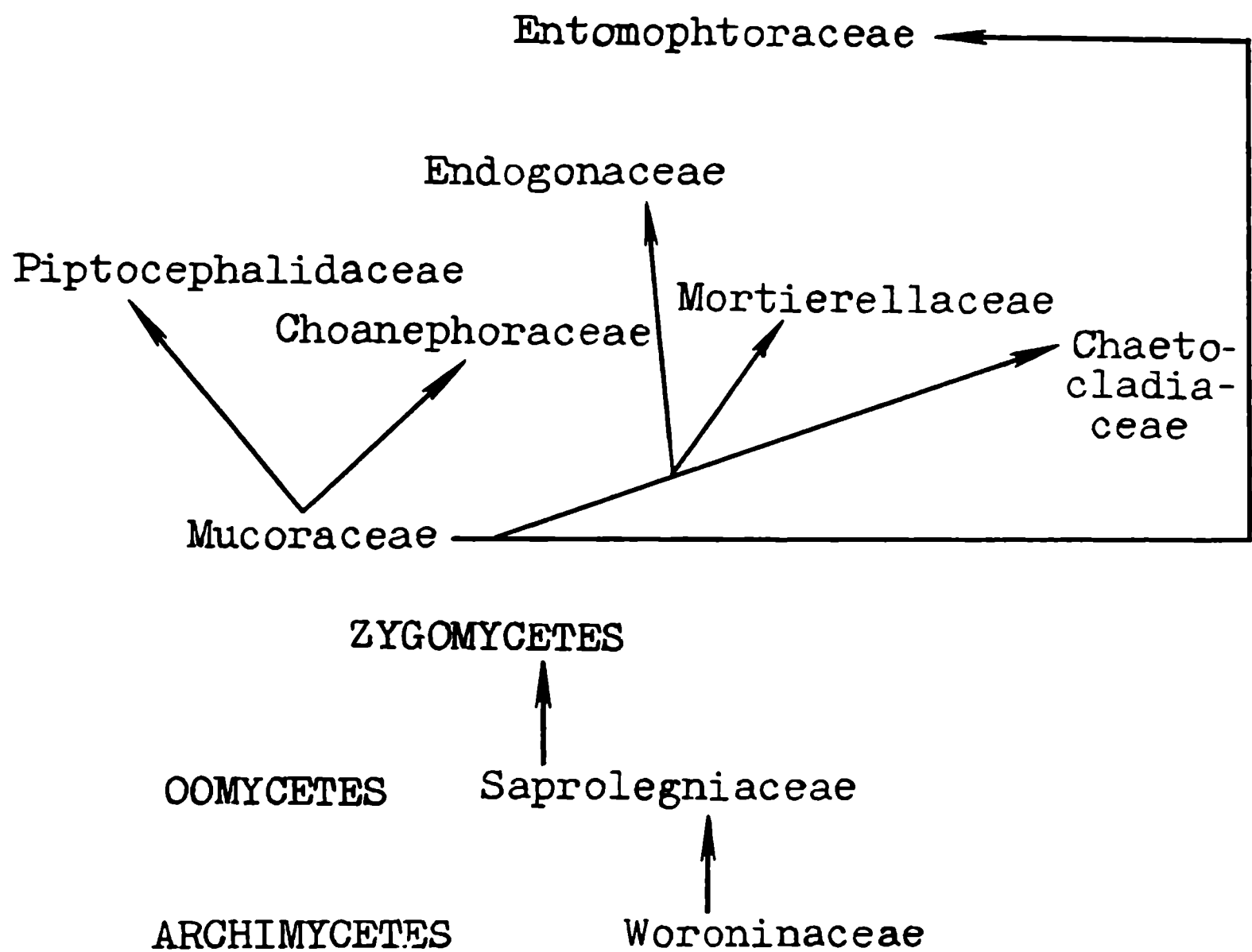


Схема филогенеза зигомицетов (по Курсанову, 1940).

С другой стороны, среди зигомицетов наблюдается тенденция к образованию плодовых тел. Например, у представителей семейства Mortierellaceae образуются зачаточные плодовые тела в виде гифенной обертки вокруг зиготы. У Endogonaceae такого рода плодовые тела достигают еще большего развития: они содержат уже по несколько зигот или по несколько спорангиев (половые и бесполое плодовые тела).

Следовательно, эволюция в пределах зигомицетов шла в направлении образования плодовых тел — признака, свойственного высшим грибам. У зигомицетов наблюдается и другая черта, характерная для высших грибов: мицелий в зрелом состоянии становится многоклеточным.

Из двух порядков зигомицетов Mucorales является первичным, Entomophthorales эволюционно более продвинутым, специализированным. Это видно из того, что мукоровые — почти все сапрофиты, а энтомофторовые — в большинстве паразиты,

притом на таких необычных объектах, как насекомые. Далее, у энтомофторовых, по существу, уже закончен переход от спорангиального спороношения к конидиальному, а у мукоровых он только намечается.

Кратко изложенное в отношении филогенеза зигомицетов может быть представлено в виде следующей схемы.

Исходными для зигомицетов являются архимицеты, давшие начало мукоровым, от которых в качестве специализированной группы отошли энтомофторовые. От мукоровых же в виде отдельных линий эволюции берут начало Chaetocladiaceae, Choanophoraceae, Piptocephalidaceae с тенденцией превращения спорангиев в конидии. Наконец, Mucorales обнаружили эволюцию в сторону образования зачаточных плодовых тел, дав переход к семействам Mortierellaceae—Endogonaceae.

Аскомицеты, или сумчатые грибы (Ascomycetes)

Аскомицеты делятся на два подкласса:

1. Голосумчатые (Gymnoascomycetidae). Его представители не образуют аскогенных гиф и плодовых тел.

2. Плодосумчатые (Sacroascomycetidae). Характеризуются развитием аскогенных гиф и образованием плодовых тел.

Г о л о с у м ч а т ы е (G y m n o a s c o m y c e t i d a e). К подклассу голосумчатых принадлежат два порядка: первичносумчатые Protascales, или Endomycetales, и экзоасковые Exoascales, или Taphrinales.

Происхождение п е р в и ч н о с у м ч а т ы х можно мыслить как ответвление от каких-то зигомицетов, с которыми у них имеется сходство в основной форме полового процесса, осуществляемого слиянием двух гаметангиев с недифференцированным на отдельные гаметы содержимым. Так, у Pericystis из порядка Protascales семейства Dipodascaceae образующиеся в результате полового процесса сумки часто возникают как следствие копуляции двух многоядерных гаметангиев с множественной кариогамией, что сходно с процессом зигогамии у мукоровых. По внешности половой процесс у Pericystis представляет как бы гетерогамию, поскольку два сливающихся многоядерных гаметангия различаются между собой в величине, причем меньший переливает свое содержимое в более крупный. Таким образом, в половом процессе Pericystis можно видеть гетерогамную зигогамию, подобную зигогамии мукоровых, у которых сливающиеся гаметангии иногда заметно различаются своими размерами. Отсюда Pericystis может быть истолкован как зигомицет с гетерогамной зигогамией, причем у него, как и у мукоровых, имеет место множественная кариогамия. Следовательно, представители порядка Protascales филогенетически могут быть выведены из зигомицетов.

В дальнейшей эволюции *Protascales* слияние многоядерных гаметангиев заменяется слиянием двух однородных одноядерных клеток, что наблюдается, например, у *Dipodascus uninucleatus*, у которого клетки мицелия и половые клетки одноядерны. Копуляция половых ядер происходит в развивающейся сумке, причем копуляционное ядро многократно делится и таким образом формируется много спор.

Имеет место и эволюция сумки. В то время как у *Dipodascus* и *Pericystis* сумка содержит большое и неопределенное число спор, у других первичносумчатых число спор в сумке уменьшается и становится более или менее постоянным (8, 4, иногда и меньше). Эти черты ясно выражены в семействе *Endomycetaceae*, которое являет собой дальнейший шаг в эволюции *Protascales*. Так, у *Eremascus fertilis* мицелий сложен из одноядерных клеток, две соседние клетки мицелия срастаются своими боковыми отростками и оба ядра при этом сливаются друг с другом, в результате чего образуется сумка, в которой копуляционное ядро делится три раза, давая 8 спор.

К *Eremascus* близок род *Endomyces*. У *Endomyces fibuliger* наблюдается постепенная утрата полового процесса. Изредка у этого вида, как и у *Eremascus*, сумки образуются при копуляции боковых отростков, но гораздо чаще копуляция не доходит до конца и копуляционные отростки (или только один из них) развиваются в сумки апогамно. Наконец, весьма часто не образуются и отростки, и сумки развиваются прямо из вегетативных клеток мицелия. Такие сумки содержат по четыре споры. Отсюда видно, что семейство *Endomycetaceae* является переходным к семейству *Saccharomycetaceae* (к дрожжевым грибам). Для последнего характерна редукция мицелия, превращающегося в отдельные почкующиеся клетки. Кроме того, для большинства представителей *Saccharomycetaceae* характерна редукция полового процесса, которая наметилась уже в семействе *Endomycetaceae*.

У *Saccharomycetaceae* сумки, как правило, развиваются в результате полового процесса в виде копуляции двух клеток. При копуляции сливаются ядра, и затем клетка с копуляционным ядром развивается в сумку с определенным числом спор (8, 4 или 2). Однако наряду с нормальными половыми формами имеются и притом в значительно большем числе такие, у которых половой акт утрачен (например, у *Schizosaccharomyces octosporus* отдельно лежащие клетки нередко развиваются в партеногенетические сумки).

Таким образом, *Protoscales* — наиболее примитивный порядок аскомицетов, связанный с зигомицетами, которые являются для него исходными. В порядке *Protoscales* намечается ясная эволюция от *Dipodascaceae* к *Endomycetaceae* и в дальнейшем к *Saccharomycetaceae*.

Порядок *экзоасковые* (Eχοascales) представлен исключительно паразитическими формами. Сумки здесь образуются также непосредственно на мицелии (плодовые тела не образуются), причем, как правило, располагаются тесным слоем параллельно друг другу, чем экзоасковые напоминают высшие аскомицеты — дискомицеты с их апотециями (примером может служить *Tarphrina rugini*, паразитирующая на видах рода *Prunus*).

На основании отсутствия у экзоасковых плодового тела некоторые систематики сближают их с первичносумчатыми. Однако экзоасковые существенно отличаются от первичносумчатых тем, что мицелий у них диплоидный. Диплоидность появляется в самом начале развития в результате попарной копуляции аскоспор при их прорастании, и уже двуядерный мицелий производит заражение растения.

Это различие между экзоасковыми и первичносумчатыми заставляет некоторых систематиков считать, что близкого родства между этими группами голосумчатых нет и что экзоасковые происходят от дискомицетов в качестве редуцированных форм, поскольку как бы сохраняют остатки гимения в виде довольно правильного параллельного расположения сумок, но утратили плодовое тело.

Как будто бы имеется и переходная форма между дискомицетами и экзоасковыми в виде *Ascocorticium* (*Ascocorticium apothalium*). Эта форма образует на коре деревьев сплетения гиф и на них сумки, располагающиеся параллельными рядами, без парафиз, что сближает *Ascocorticium* с экзоасковыми; однако *Ascocorticium* все же относят к дискомицетам, поскольку он сходен с простейшими петициевыми (*Pezizales* из семейства *Rugonemataceae*).

Следует отметить, что диплоидный мицелий экзоасковых, вероятно, произошел вторично, подобно тому, как это имеет место и у некоторых дрожжевых грибов, например у *Saccharomycodes ludwigii*, где также копулируют попарно аскоспоры и вырастающие из них клетки оказываются диплоидными. Подобное «извращение» соотношения ядерных фаз у первичносумчатых могло произойти в результате частой утраты ими полового процесса и апогамического развития. У подобных апогамных форм могло происходить вторичное слияние гаплоидных клеток как в начале цикла развития (слияние аскоспор), так и несколько позднее. Первый случай наблюдается у *Saccharomycodes ludwigii* и некоторых других дрожжей. Эту вторичную, по своему происхождению апогамическую, копуляцию могли унаследовать и представители *Eχοascales* (Курсанов, 1940).

Исходя из этих данных, более вероятно мнение о филогенетической близости между *Protascales* и *Eχοascales*, хотя, коне-

чно, и вероятность близости между экзоасковыми и дискомицетами отрицать трудно. Если стать на первую точку зрения, то следует рассматривать *Exoascales* как специализированную группу (ветвь *Protascales*), отклонившуюся в связи с паразитизмом от исходных неспециализированных *Protascales*. Вторая точка зрения предполагает в *Exoascales* редуцированную группу, отклонившуюся в связи с паразитизмом от дискомицетов, исходной формой для которых некоторые систематики считают *Ascocorticium*.

П л о д о с у м ч а т ы е (*Carpoascomycetidae*). У плодосумчатых в отличие от голосумчатых сумки развиваются не прямо из зиготы, а в результате образования из нее аскогенных гиф и особого плодового тела, образуемого одноядерным мицелием. Сумки возникают в большом количестве на концах аскогенных гиф, клетки которых заключают в себе дикарионы.

Классификация плодосумчатых аскомицетов основывается на строении плодовых тел, которые могут быть замкнутыми (клеистотеции), полуоткрытыми (перитеции) и открытыми (апотеции). Порядки *Plectascales* и *Perisporiales* характеризуются замкнутыми плодовыми телами, порядок *Pyrrenomycetales* — полузамкнутыми, порядки *Discomycetales* и *Tuberiales* — открытыми.

У **п л е к т а с к о в ы х** сумки в клеистотециях располагаются без особого порядка, причем у простейших представителей, которые объединяются в семейство *Gymnoascaceae*, плодовые тела зачаточные, со слабо развитой оболочкой. Роды этого семейства, например *Gymnoascus* и *Amauroascus* (сапрофиты на навозе), обладают мицелием, сложенным из многоядерных клеток. Некоторые из клеток мицелия преобразуются в антеридии и архикарпы. После оплодотворения архикарп развивает аскогенные гифы и на них формируются сумки с 8 спорами в каждой. Затем сумки окружаются сплетением гиф, и таким образом возникают плодовые тела — клеистотеции.

Низшие представители плектасковых, каковыми являются упомянутые *Gymnoascaceae*, довольно тесно примыкают к *Endomycetaceae*, относящимся к голосумчатым. Образование аскогенных гиф, свойственное представителям *Gymnoascaceae*, в зачатке наблюдается уже у *Endomyces* (например, у *Endomyces lindneri*).

От *Gymnoascaceae* производятся непосредственно *Aspergillaceae*, занимающие центральное положение среди *Plectascales*, поскольку черты плектасковых у них выражены наиболее типично. Внутреннее строение сумок у последних отличается примитивностью: в плодовом теле они располагаются без особого порядка, имеют округлую форму, не приспособленную к активному выбрасыванию, и аскоспоры освобождаются из клеистотеция лишь после его сгнивания.

Для порядка *Perisporiales* (или *Erysiphales*), который выводится из *Plectascales*, характерны клейстотеции с параллельным расположением удлиненных сумок. При этом сами клейстотеции периспориевых вскрываются трещиной, сумки же высовываются наружу и активно выбрасывают из себя аскоспоры.

Среди плектасковых следует отметить род *Pleospora*, который строением своих клейстотециев весьма напоминает периспориевые: заключенные в сумках аскоспоры у *Pleospora* освобождаются благодаря засыханию и отпадению верхней части клейстотеция, причем сумки имеют цилиндрическую форму и расположены в клейстотеции параллельными рядами.

Таким образом, периспориевые являются как бы естественным продолжением плектасковых. Эволюция в строении плодового тела у *Perisporiales* выразилась в приспособлении к активному разбрасыванию аскоспор — свойстве, которое уже наметилось у некоторых представителей плектасковых (*Pleospora*).

Среди периспориевых наиболее примитивное семейство составляют *Perisporiaceae*, где имеется большое число сапрофитных форм, а паразитные формы мало специализированы. Семейство *Erysiphaceae*, наоборот, представляет высокоспециализированную группу облигатных паразитов, приспособившихся к паразитизму через посредство поверхностного мицелия.

Итак, филогенетически периспориевые достаточно ясно выводятся из плектасковых. С другой стороны, периспориевые довольно тесно примыкают к следующему порядку *Pyrenomycetales*, для которого характерны полуоткрытые плодовые тела перитеции, параллельное расположение в них сумок, приподнимающихся со дна перитеция и имеющих удлиненную форму, приспособленную к активному разбрасыванию аскоспор.

Как уже указывалось, ясная филогенетическая связь между плектасковыми и периспориевыми намечается через форму типа *Pleospora*. С другой стороны, *Pleospora* напоминает не только *Perisporiales*, но и *Sphaeriales*, относящийся уже к пиреномицетам. У близкой к *Pleospora* *Leptosphaeria* еще больше сходства с *Sphaeriales*. У одних видов этого рода (*L. doligum*) строение сходно с *Pleospora* из *Plectascales*, а у других (*L. acuta*) имеются перитеции с отверстиями на вершине и настоящие парафизы между сумками, как это свойственно *Sphaeriales*, к которым относят род *Leptosphaeria*.

Порядок пиреномицетов (*Pyrenomycetales*) характеризуется плодовыми телами в форме перитециев, имеющих вид мелких округлых телец с полостью внутри, открывающейся вверху узким отверстием. Со дна полости перитеция кверху вырастает пучок сумок, обычно перемешанных с бесцветными парафизами. Сумки перитеция созревают неодновременно и по

очереди высовываются через отверстие наружу, с силой выбрасывая аскоспоры. Иногда, впрочем, споры освобождаются внутри перитеция вследствие расплывания оболочек сумок и затем выходят наружу из перитеция с общей взбухающей слизью.

Перитеции или развиваются на мицелии одиночно, или собраны по несколько на особом плотном сплетении гиф — стромах, более или менее погружаясь в нее.

Пиреномицеты могут рассматриваться как дальнейший этап в эволюции плодосумчатых аскомицетов, исходящих от *Plectascales* и *Perisporiales*. На этом этапе клейстотеции преобразуются в перитеции, приобретая отверстие в верхней части и способность к активному разбрасыванию аскоспор.

Порядок пиреномицетов делится на несколько подпорядков:

1. *Hurocreales*. Перитеции одиночные или в стромах мягкие, светлоокрашенные.

2. *Sphaeriales*. Перитеции одиночные или в стромах, темные, жесткой углистой консистенции.

3. *Laboulbeniales*. Характеризуются наличием плодовых тел, своим строением напоминающих перитеции пиреномицетов. Последние развиваются не на мицелии, большей частью здесь отсутствующем, а на вегетативном теле, имеющем микроскопические размеры и сложенном из настоящих тканей (так называемый *resertaculum*).

От *Perisporiales* развились две параллельные группы *Sphaeriales* и *Hurocreales*. Наиболее типичной формой пиреномицетов является подпорядок *Sphaeriales*, для которого весьма характерна темная окраска плодовых тел. Низшими своими представителями подпорядок *Sphaeriales* примыкает к *Perisporiaceae*, где также типично обильное развитие темных пигментов. Такие формы, как *Chaetomium*, могут рассматриваться в качестве переходных между периспориевыми и *Sphaeriales*. У этого представителя имеется даже общий признак с плектасковыми, поскольку некоторые виды *Chaetomium* отверстия в перитеции не образуют и аскоспоры освобождаются только после разрушения стенки перитеция, т. е. плодовое тело у них скорее является клейстотецием.

Дальнейшая эволюция *Sphaeriales* привела к образованию стром путем сближения образующихся на мицелии многочисленных мелких плоских плодовых тел.

Другой большой подпорядок пиреномицетов — *Hurocreales* — являет замечательный параллелизм в эволюционном развитии с подпорядком *Sphaeriales*. Здесь также намечается эволюционный ряд от простейших форм с одиночными плодовыми телами или с зачаточной стромой (*Huromyces*, *Huromyces*) до таких, где имеются обособленные от субстрата сложно построенные стромы (*Claviceps*, *Cordyceps*). Единственный признак, отличающий *Hurocreales* от *Sphaeriales*, состоит в на-

личии у последнего темного пигмента. Однако и среди *Hypocreales* имеется группа *Melanosporeae* с темноокрашенными спорами, что служит прекрасным мостом между *Sphaeriales* и *Hypocreales*.

Ввиду только что отмеченного параллелизма в развитии *Sphaeriales* и *Hypocreales* следует полагать, что корни происхождения этих подпорядков общие и представлены периспориевыми (*Perisporiales*).

Наиболее труден вопрос о филогенезе *Laboulbeniales*. У представителей этого подпорядка имеется много общего с красными водорослями: строение вегетативного тела (*resertaculum*), наличие пор в перегородках между его клетками, строение архикарпа с его свободно высывающейся трихогиной, предполагаемое оплодотворение спермацием. В связи с этим некоторые систематики (*Vuillemin, 1912; Dodge, 1914*, и др.) выводят *Laboulbeniales*, а за ними и другие аскомицеты из багрянок *Florideae* в качестве редуцированных форм, утративших в связи с паразитическим образом жизни хлорофилл и другие пигменты, характерные для красных водорослей. Однако исследования *Faull (1912)* показывают, что у *Laboulbeniales* имеет место типичное развитие сумок и аскоспор, чему нет аналогии у *Florideae*.

Напомним, что плодовые тела у лабоульбениевых внешне сходны с плодовыми телами пиреномицетов, но развиваются не на мицелии, который у лабоульбениевых обычно отсутствует, а на особых вегетативных образованиях, сложенных из настоящих тканей, — рецептакулях.

В связи с изложенным представление о прямой связи *Laboulbeniales* с *Florideae* в настоящее время не пользуется признанием: считается, что *Laboulbeniales* следует рассматривать как уклонившуюся, редуцированную по ряду признаков группу, берущую начало от пиреномицетов, в частности от *Sphaeriales*, или по крайней мере имеющую с ними общих предков. Тканевое развитие плодового тела встречается и у некоторых *Sphaeriales*, например у *Sporotrichae*. Отсутствие мицелия у лабоульбениевых не является их общим признаком, что же касается наличия у них спермаций, то их происхождение следует толковать как конидии, поскольку у *Ceratomyces* развитие спермаций вполне соответствует конидиям. Эти данные заставляют считать, что лабоульбениевые не имеют филогенетической связи с красными водорослями и близки к пиреномицетам, примыкая к ним через *Sphaeriales*.

Дальнейший и наивысший этап эволюции сумчатых грибов — переход в строении плодовых тел от типа полузамкнутых перитециев к апотециям, свойственным дискомицетам.

Апотеции — это открытые плодовые тела, на поверхности которых широким слоем расположен гимений, сложенный из

цилиндрических сумок и перемешанных с ними нитевидных парфиз. В молодости, однако, апотеции бывают замкнутыми и имеют вид полого тела с узким отверстием на вершине (или даже без него). Лишь позднее плодовое тело начинает раскрываться, и только тогда гимений обнажается. У некоторых же представителей, например у сморчков и строчков, апотеции закладываются сразу открытыми.

Таким образом, среди дискомицетов обнаруживается переход от полузамкнутого плодового тела, близкого к перитецию пиреномицетов, к совершенно открытому апотецию у сморчков.

Порядок дискомицетов (*Discomycetales*) можно подразделить на три подпорядка:

1. Пeciциевые (*Pezizineae*). Апотеции мясистые, блюдцевидной формы. Гимений не прикрыт сплетением гиф; он или с самого начала закладывается открыто, или рано обнажается.

2. Фацидиевые (*Phacidineae*). Плодовые тела не мясистые. Гимений прикрыт сплетением темноокрашенных гиф и обнажается только при созревании, причем прикрывающий его слой разрывается лопастями.

3. Гистериевые (*Hysterineae*). Сходны с фацидиевыми, но прикрывающее гимений сплетение гиф разрывается одной продольной щелью.

Гистериевые филогенетически близки к пиреномицетам, занимая промежуточное положение между ними и дискомицетами. К последним *Hysterineae* могут быть отнесены по расположению сумок широким слоем — гимением. С другой стороны, позднее раскрывание гимения, неполное и временное его обнажение после созревания сближают этот подпорядок с пиреномицетами, в частности с подпорядком *Sphaeriales*, где в одном из семейств (*Lophiostomaceae*) отверстие перитеция щелевидно сплюснуто. Кроме того, с *Sphaeriales* они сближаются и по наличию темного пигмента. Эти данные позволяют филогенетически выводить *Hysterineae* из пиреномицетов.

В то же время существуют родственные отношения между *Hysterineae* и *Phacidineae*, только у первых апотеции вытянутые, а у вторых они имеют округлое радиальное строение.

Однако центральный подпорядок дискомицетов *Pezizineae* настолько отличается от двух только что описанных подпорядков, что выводить его из пиреномицетов не представляется возможным. Этот подпорядок скорее можно выводить из низших сумчатых грибов — экзоасковых (*Exoascales*), среди которых род *Ascocorticium* по общему сложению слабо развитого плодового тела со слоем сумок на его поверхности напоминает простейших пeciциевых.

Ascocorticium — сапрофитный грибок, образующий на поверхности субстрата довольно рыхлые, плоские, неопределенных очертаний сплетения гиф, на которых развивается слой

слегка вытянутых сумок без парафиз; в дальнейшей эволюции *Ascocorticium* мог приобретать более определенную структуру: сумки его вытягивались, становились цилиндрическими и между ними возникали парафизы. С этой точки зрения *Ascocorticium* можно рассматривать как исходную форму для эволюции *Pezizineae*.

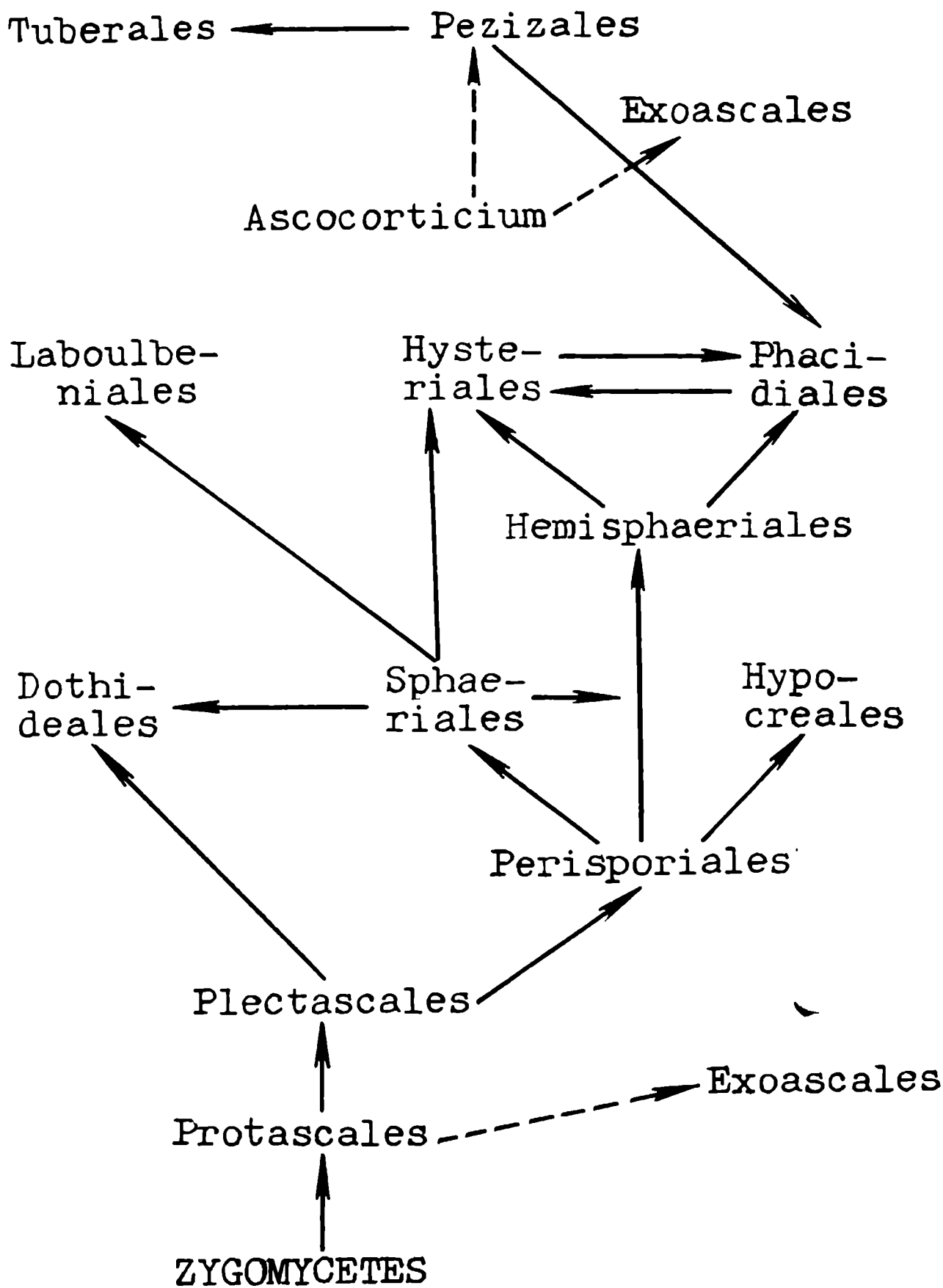


Схема филогенеза аскомицетов (по Курсанову, 1940).

Связи с другими дискомицетами у *Pezizineae* остаются довольно неясными; возможно, отдаленные связи имеются с *Phacidineae* и более близкие — с *Tuberales*. Последний порядок по истории развития плодового тела может быть довольно ясно выведен из *Pezizineae*.

В заключение можно принять следующую схему филогенеза дискомицетов.

За исходную форму следует считать род *Ascocorticium* и от него производить *Pezizineae*. От последних в одну сторону отошли *Tuberales*, в другую, может быть, — *Phacidineae* и далее *Hysterineae*. Однако два последних подпорядка, вероятно, правильнее производить от пиреномицетов типа *Sphaeriales*.

* * *

Кратко схему филогенеза аскомицетов можно мыслить следующим образом. Исходными для них являются зигомицеты. К зигомицетам наиболее близко примыкают самые примитивные из аскомицетов — первичносумчатые, эволюция которых привела к наиболее примитивным плодосумчатым — плектасковым. Последние эволюционировали в сторону периспориевых, от которых произошли две ветви — *Sphaeriales* и *Hypocreales*. Они родственны между собой и относятся к пиреномицетам.

Подпорядок *Sphaeriales*, в свою очередь, дал также две ветви: в одну сторону от него отошли *Laboulbeniales*, причисляемые к пиреномицетам; в другую — примитивные дискомицеты *Phacidineae* и *Hysterineae*.

Среди дискомицетов особняком стоят пецициевые, которые, вероятно, исходят от типа *Ascocorticium*, относящегося к подклассу голосумчатых (порядок *Eχοascales*). Довольно ясная связь имеется у пецициевых с порядком трюфелевых *Tuberales* и менее определенная — с дискомицетами типа *Phacidineae*.

Базидиальные грибы (*Basidiomycetes*)

Систематическое разделение базидиомицетов (*Basidiomycetes*) основывается на строении базидии. Устанавливаются два подкласса:

1. Холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetes*). Характерный признак — цельная неразделенная на клетки базидия.

2. Фрагмобазидиомицеты (*Phragmobasidiomycetes*). Базидия обычно разделена на четыре клетки.

В отличие от аскомицетов в цикле развития базидиомицетов доминирует двудерный мицелий (дикарионтическая фаза), гаплоидная же фаза недолговечна. У аскомицетов же недолговечна дикарионтическая фаза, представленная лишь аскогенными гифами, и доминирует гаплоидная фаза.

У большинства базидиомицетов на дикарионтическом мицелии образуются плодовые тела, и уже на них или в них развиваются базидии с базидиоспорами. Однако у некоторых базидиомицетов плодовые тела не образуются, а базидии развиваются прямо на мицелии (порядок *Eχοbasidiales*); иногда на мицелии развиваются покоящиеся споры, из которых позднее об-

разуются базидии с базидиоспорами (Ustilaginales, Uredinales).

В отличие от аскомицетов плодовые тела базидиомицетов слагаются целиком из дикарионтических гиф.

В развитии сумки у аскомицетов и базидии у базидиомицетов имеется полный параллелизм, который рассматривают как гомологию, основываясь на предположении общности происхождения или близкой родственной связи базидиомицетов с аскомицетами. Базидия могла возникнуть из сумки, образующей не эндогенные, а экзогенные споры, путем выпячивания оболочки; сюда и перешли гаплоидные ядра, возникшие из копуляционного ядра в результате редукционного деления. Подобное явление известно для некоторых зигомицетов, образующих по несколько или по одной споре в выпячиваниях спорангия, причем сам спорангий спор внутри не содержит. Такие спорангии зигомицетов могли дать начало базидии. Следовательно, базидиомицеты могли возникнуть в виде параллельной линии к линии развития аскомицетов, исходя из зигомицетов.

Хотя переходные формы между базидиомицетами и зигомицетами отсутствуют, все же довольно вероятно, что базидиомицеты берут начало от зигомицетов. При их эволюции зародышевый спорангий должен был выработать экзогенное развитие спор подобно тому, что можно видеть и сейчас в мицелиальных спорангиях семейства Choanephogaceae из мукоровых.

Исходя из предположения о возникновении базидиомицетов из зигомицетов, необходимо считать неразделенную базидию первичной (поскольку зародышевый спорангий у зигомицетов также не разделен на отдельные камеры) и, таким образом, подкласс Holobasidiomycetes более примитивным (первичным) по отношению к подклассу Phragmobasidiomycetes.

Холобазидиомицеты (Holobasidiomycetes). Наиболее примитивные холобазидиомицеты представлены формами, близкими к Corticium (виды родов Hurochneus, Peniophora и др. семейства Thelephogaceae из гименомицетов), поскольку у некоторых из них плодовое тело отсутствует, у других оно слабо развито и гимений не имеет типичного сложения.

От подобных примитивных форм в одну сторону могла развиваться специализированная паразитная ветвь в виде порядка Exobasidiales, а в другую — ветвь в основном сапрофитная — гименомицеты и гастеромицеты.

Порядок Hymenomycetales делится на пять семейств в зависимости от строения плодового тела и расположения на нем гимения:

1. Гимений расположен непосредственно на поверхности плодового тела (гименофор гладкий):

семейство Thelephogaceae. Плодовые тела зачаточные, паутинистые или (у большинства) ясно развитые, кожистые, боль-

шей частью плоские, иногда прямостоячие, воронковидные. Гимений с одной стороны;

семейство *Clavariaceae*. Плодовые тела мясистые, прямостоячие, булабовидные или ветвящиеся. Гимений большей частью покрывает их со всех сторон.

2. Гимений расположен на особых выростах плодового тела — гименофорах:

семейство *Hydnaceae*. Гименофор в виде шипов и зубцов;

семейство *Polyporaceae*. Гименофор в виде трубок или переплетающихся складок;

семейство *Agaricaceae*. Гименофор в виде пластинок, расходящихся от центра (большой частью от пенька).

Указанные семейства развивались параллельно друг другу. На низшей ступени стоят ресупинатные формы, т. е. такие, у которых плодовые тела имеют вид плоского поверхностного сплетения гиф, неопределенно нарастающего своими краями, причем верхняя свободная поверхность несет гимений, также не ограниченный в своих очертаниях. Такие ресупинатные плодовые тела есть, например, у *Coniophora*, *Corticium* из семейства *Thelephoraceae*.

Эволюция плодовых тел шла от ресупинатных плоских к формам, приподнимающимся от субстрата (*Stereum*), к плоским же плодовым телам, стоящим почти вертикально (*Thelephora*), и к построенным по радиальному типу, имеющим вид воронки с узким нижним концом (*Craterellus*).

Аналогичную эволюцию плодовых тел от ресупинатных до вертикально стоящих можно проследить и в других семействах гименомицетов (*Hydnaceae*, *Polyporaceae*), причем параллельно этим изменениям формы наблюдается также перенесение гимения на нижнюю сторону, благодаря чему базидии оказываются лучше защищенными от внешних влияний (дождя, высыхания и пр.).

У низших форм гименомицетов гимений с самого начала лежит открыто на поверхности плодового тела или его гименофоров, у высших же форм гимений развивается сначала в замкнутой полости, прикрытой так называемым покрывалом (*velum*) — сплетением стерильных гиф, и обнажается лишь при созревании базидий вследствие разрыва или разрушения этого покрывала. Такие плодовые тела называются гемиангиокарпными в противоположность гимнокарпным, где базидии остаются с самого начала их возникновения открытыми.

Гимнокарпные плодовые тела характерны для представителей семейств *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* и частью *Polyporaceae*, гемиангиокарпные — для высших *Polyporaceae* (*Boletus*) и в особенности для пластинниковых (*Agaricaceae*). У последних они обычно состоят из пенька и шляпки, соединенных частным покрывалом (*velum parziale*).

У некоторых Agaricaceae, например у Amanita, кроме этого покрывала, имеется еще общее покрывало (velum universale), которое в молодости окружает все плодовое тело и разрывается раньше частного покрывала вследствие вытягивания пенька.

На наиболее низкой ступени развития стоят Thelephoraceae, представители которых редко достигают высших ступеней (по-

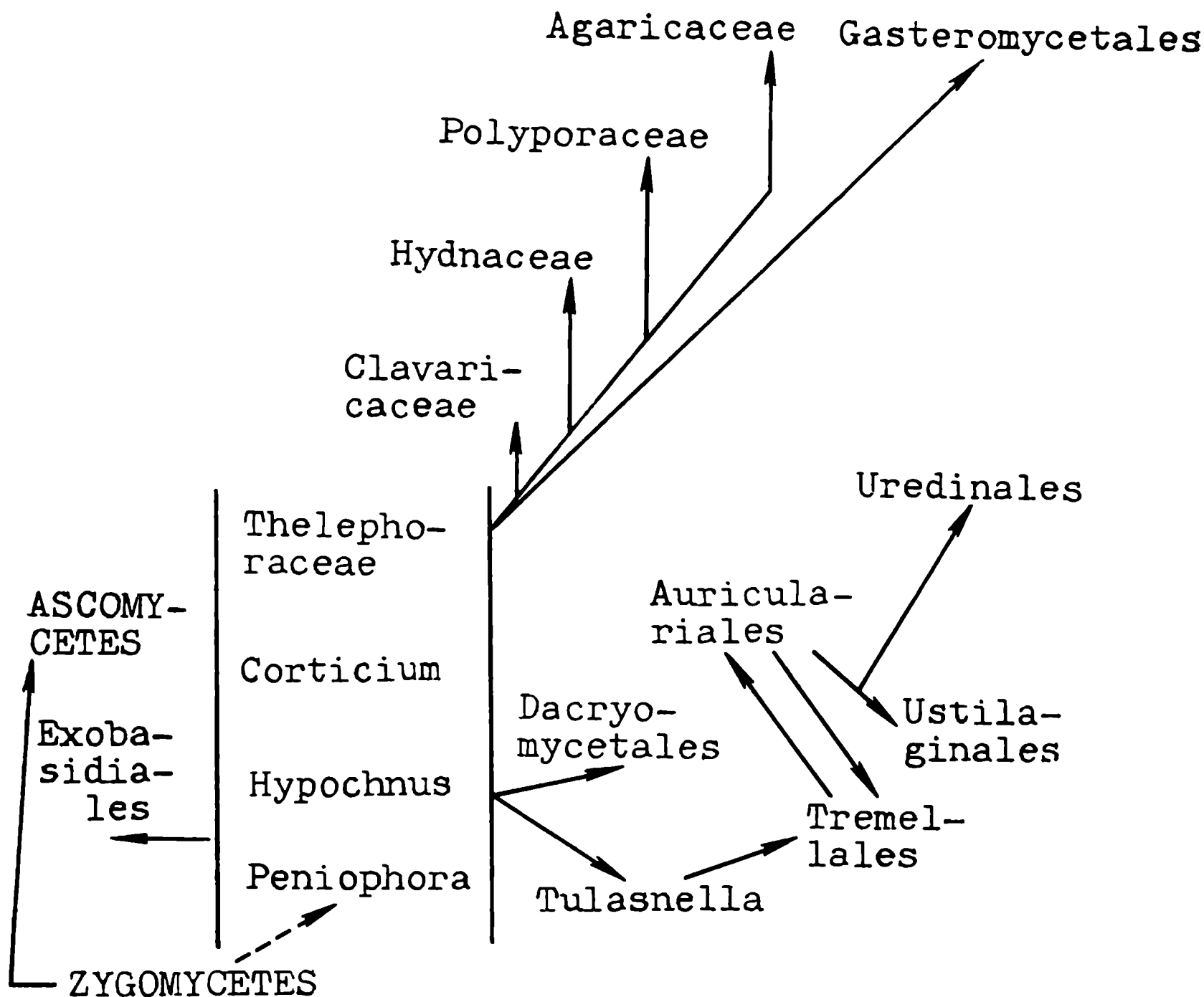


Схема филогенеза базидиомицетов (по Курсанову, 1940).

степенный переход от низших ступеней эволюции к более высоким может быть представлен рядом Hypochnus к Corticium, Coniophora, Peniophora, Aleurodiscus и далее к Stereum, Thelephora, Craterellus). На низкой ступени развития начинаются и Hydnnaceae, и Polyporaceae, но их представители достигают более высоких ступеней, особенно в роде Boletus из Polyporaceae.

Семейство Agaricaceae среди гименомицетов стоит на самой высшей ступени развития. Здесь почти нет ресупинатных форм, большинство представителей имеют шляпные плодовые тела с центральной ножкой. Среди них наибольшего развития достигает гемиангиокарпность, и по этому признаку Agarica-

сеае связывается с порядком *Gasteromycetales*, у которого констатируется следующая ступень эволюции — выработка полной ангиокарпности.

Порядок г а с т е р о м и ц е т ы (*Gasteromycetales*) характеризуется совершенно замкнутым плодовым телом. Базидии у гастеромицетов закладываются внутри плодового тела и там же отделяют свои споры, которые выходят наружу лишь после разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела.

Почти все виды гастеромицетов — почвенные сапрофиты. Плодовые тела у них большей частью округлой формы и состоят из наружного покрова — перидия и внутренней ткани — глебы. В последней образуются различной формы полости, в которые из окружающей ткани вдаются базидии, развивающие базидиоспоры, обычно в числе четырех. Базидиоспоры первоначально одноядерны, но затем у многих изученных видов делаются двуядерными, еще находясь на базидии (*Lycoperdon*, *Nidularia*, *Geaster*). При прорастании такие двуядерные базидиоспоры, вероятно, сразу развивают дикариофитный мицелий, как это наблюдается у некоторых гименомицетов (например, у *Hypochrysus terrestris*). У ряда представителей (*Sphaerobolus*, *Crucibulum*, *Nidularia*) базидиоспоры прорастают, развивая гаплоидные гетероталлические мицелии.

Филогенез гастеромицетов еще недостаточно ясен. Вероятно, здесь имеется несколько эволюционных рядов. С одной стороны, намечается филогенетическая связь с высшими гименомицетами, в особенности с *Agaricaceae* и с родом *Boletus* из *Polyporaceae*. В качестве связующих звеньев рассматриваются некоторые *Podaxaceae* и в особенности *Secotium*, причисляемые то к гастеромицетам, то к гименомицетам. С другой стороны, возможно, что значительная часть гастеромицетов берет начало прямо от низших базидиальных грибов, перешедших к подземному существованию и благодаря этому аналогично трюфельным выработавших замкнутые плодовые тела.

В общем эволюция среди гастеромицетов шла от форм с подземными плодовыми телами к наземным «сидячим» и далее к наземным же, но развивающим ножку.

Семейство *Hymenogasteraceae* представлено формами с подземными плодовыми телами трюфелеобразного вида (*Hymenogaster*, *Octaviana*, *Hydnangium*).

В семействе *Sclerodermataceae* плодовые тела бывают и подземные (*Melanogaster*), и наземные (*Scleroderma*).

Семейство *Lycoperdaceae* содержит в себе виды наземные. Из большого количества относящихся к нему родов можно отметить два близких друг к другу — *Bovista* и *Lycoperdon*, отличающихся тем, что у первого вся глеба плодущая, а у второго нижняя часть ее остается стерильной, образуя как бы зачаточную ножку.

Намечающаяся таким образом ножка у плодового тела некоторых Lycoperdaceae у видов семейства Tulostomataceae достигает значительного развития (например, у *Tulostoma mammosa*).

Высшую ступень в эволюции среди гастеромицетов занимают формы, составляющие виды семейства Phallaceae. Плодовые тела, закладывающиеся, как и у большинства гастеромицетов, подземно на мицелиальных тяжах, при дальнейшем развитии выдвигаются на поверхность почвы в виде крупных яйцевидных тел, одетых белой плотной оболочкой — вольвой. Последняя при созревании разрывается, стерильная часть gleбы (рецептакулум) сильно вытягивается и выносит кверху плодущую часть с базидиями, которая быстро ослизняется. В лесах умеренной зоны и среди кустарников встречается *Phallus impudicus*, имеющий вид гриба на ножке с ярко окрашенным колпачком. Он издает запах падали, привлекающий насекомых, которые распространяют его базидиоспоры.

Ф р а г м о б а з и д и о м и ц е т ы (*Phragmobasidiomycetes*). Характеризуются наличием разделенной на отдельные клетки (большой частью на четыре) базидии — фрагмобазидии. Подразделяются на две группы:

1. Сапрофиты или полупаразиты, образующие плодовые тела слизистой или студенистой консистенции:

порядок **а у р и к у л я р и е в ы е** (*Auriculariales*). Базидии разделены поперечными перегородками на четыре друг над другом расположенные клетки;

порядок **д р о ж а л к о в ы е** (*Tremellales*). Базидии разделены продольными перегородками на четыре рядом расположенные клетки.

2. Паразиты. Плодовых тел не образуют. Базидии развиваются из покоящихся спор (склеробазидии) и разделены обычно на четыре клетки поперечными перегородками:

порядок **г о л о в н е в ы е** (*Ustilaginales*). Базидии по строению и числу клеток не вполне определенные, развиваются из толстостенных клеток типа хламидоспор, образующихся в мицелии интеркалярно в глубине тканей пораженного растения;

порядок **р ж а в ч и н н ы е** (*Uredinales*). Базидии четырехклеточные, развивающиеся из телеитоспор, образующихся по типу конидий из конечных разветвлений мицелия.

Холобазидии и фрагмобазидии отличаются еще и ходом своего развития. Первые формируются полностью из производящей их материнской клетки. В ней имеет место кариогамия, затем деление копуляционного ядра, и, наконец, на вершине образуются стеригмы, несущие на концах по базидиоспоре. Фрагмобазидии устроены сложнее. В них можно различить две части: нижнюю, составляющую так называемую гипобазидию и соответствующую холобазидии, и верхнюю — эпибазидию.

дию. Первая формируется прямо из материнской клетки. В ней, как и в холобазидии, происходит кариогамия, а часто также и деление копуляционного ядра. Эпибазидия представляет вторичный вырост на гипобазидии. На концах этих выростов образуются стеригмы с базидиоспорами. Параллельно с этим обычно происходит деление всей базидии, и она таким образом приобретает вид типичной фрагмобазидии. Однако в некоторых случаях деления базидии, образовавшей эпибазидию, не происходит.

Так, например, у дакриомицетовых (*Dacryomycetales*) эпибазидия представлена двумя толстыми ветвями на вершине цилиндрической гипобазидии, причем каждая из этих ветвей образует по стеригме с базидиоспорой. Деления базидии здесь не происходит, и она остается цельной, формально являясь холобазидией, в силу чего дакриомицеты относят к подклассу холобазидиальных грибов. По существу же, базидия дакриомицетов, как состоящая из гипобазидии и эпибазидии, является фрагмобазидией. У *Tulasnella* (семейство *Thelephoraceae*) базидии имеют по четыре недлинных, но толстых выроста, составляющих эпибазидию. Таким образом, у *Dacryomyces*, *Tulasnella*, а также у ряда других видов базидия остается цельной, хотя по истории своего развития соответствует разделенной фрагмобазидии. В силу этого ее называют гетеробазидией.

У дрожалковых (*Tremellales*) в сущности такая же базидия, как у *Tulasnella*, только она разделена вдоль крестообразно расположенными перегородками на четыре рядом лежащие клетки. Таким образом, *Tulasnella* представляет прямой переход от холобазидиомицетов к *Tremellales* с их уже разделенной продольно базидией, т. е. к фрагмобазидиомицетам.

С *Tremellales* естественно связываются *Auriculariales* с их поперечно разделенной эпибазидией. Имеется ряд переходов от базидий с продольными перегородками к базидиям с перегородками поперечными. Так, у *Tremella* наряду с обычным для нее продольным делением базидии наблюдается также косое, а иногда и поперечное. У *Sirobasidium* базидия делится также поперечно или почти поперечно.

Как для дрожалковых, так и для аурикуляриевых одинаково характерны слизистая консистенция плодовых тел и их общее сложение (неопределенные подушечки, более оформленные гимнокарпные и ангиокарпные плодовые тела), одинаковый способ прорастания базидиоспор (базидиоспоры прорастают, разделяясь на несколько клеток и затем дают конидии).

Следует отметить, что родственные отношения *Tremellales* и *Auriculariales* основываются на их общем происхождении с холобазидиальными грибами, близкими к *Corticium*. Те зачатки эпибазидий, которые имеются, например, у *Vuilleminia*,

Brachybasidium, при дальнейшем развитии могли дать сложные многоклеточные гетеробазидии, характерные для *Tremellales* и *Auriculariales*. Как переходная форма в указанном направлении особый интерес представляет *Tulasnella*. Базидии ее несут на вершине четыре довольно массивных выроста и имеют большое сходство с базидиями *Tremella*, хотя и остаются одноклеточными. Из-за неразделенной базидии большинство авторов относит род *Tulasnella* к холобазидиомицетам, некоторые же причисляют его к фрагмобазидиальным грибам, к порядку *Tremellales*, по сходству базидий *Tulasnella* с базидиями *Tremella*.

В заключение отметим, что гетеробазидии свойственны не только *Dacryomycetales*, *Tremellales* и *Auriculariales*, но и представителям порядков *Ustilaginales* и *Uredinales* (у них базидии сходны с базидиями *Auriculariales*).

В отношении *Dacryomycetales* следует указать, что этот порядок по неразделенности базидий принято относить к холобазидиальным грибам, хотя по общему сложению и развитию базидий он сближается с *Tremella* и с *Tulasnella*.

Порядки *Tremellales* и *Auriculariales* представлены в основном сапрофитными формами. Переход к паразитному образу жизни представителей этих порядков, в особенности аурикуляриевых, вероятно, повел к редукции и затем к полному исчезновению плодовых тел и без того слабо развитых. Переход к паразитному образу жизни вызвал развитие и некоторых специальных приспособлений. Таким образом мог совершиться переход от аурикуляриевых к головневым и ржавчинным грибам. У последних гипобазидия развивается в виде покоящейся споры (у головневых в виде головневой споры, у ржавчинных — телейтоспоры); она делится на четыре клетки поперечно и, по существу, представляет собой фрагмобазидию.

В связи с паразитизмом появляются новые признаки, в особенности у ржавчинных грибов, для которых характерно обилие различных спороношений, образующихся как на гаплоидном, так и на диплоидном мицелии.

Можно предполагать, что предками как головневых, так и ржавчинных грибов были какие-то сапрофитные грибы, напоминавшие по своим базидиям современные аурикуляриевые, которые, возможно, в цикле своего развития имели как гаплоидную, так и диплоидную генерацию. Но в то время как у головневых в связи с паразитизмом происходило упрощение и вместе с тем подавление гаплоидной генерации, у ржавчинных сохранились обе ядерные фазы и нередко на разных растениях-хозяевах и притом с разными на них спороношениями.

Близость головневых с аурикуляриевыми основывается не только на одинаковом строении базидий, но и на том, что у некоторых аурикуляриевых базидии развиваются из особых тол-

стостенных клеток, образующихся на плодовом теле. Эти толстостенные клетки, хотя и не отделяются как самостоятельные споры, подобно головневым, все же могут быть истолкованы как возможные их зачатки.

Родство ржавчинных грибов с аурикуляриевыми основывается не только на разделенности их базидий на четыре клетки, но и на их развитии. Они состоят из гипобазидии (клетки телейтоспоры) и вырастающей из нее эпибазидии. Описана и переходная форма между *Auriculariales* и *Uredinales* (Couch, 1937), названная *Uredinella*. По общему развитию и образу жизни (паразит на тлях) она сходна с *Septobasidium* из *Auriculariales*, но по развитию органов размножения имеет ряд особенностей, сближающих ее с ржавчинными грибами. Так, развитию базидий у *Uredinella* предшествует появление образований, похожих на телейтоспоры. Это овальные клетки, каждая из которых на короткой ножке и одета толстой оболочкой с ростковой порой на вершине. Первоначально они двуядерные, но затем происходит кариогамия, и через верхушечную пору вырастает базидия, разделяющаяся на четыре клетки. Кроме того, у *Uredinella* развиваются образования, напоминающие уредоспоры. По форме они сходны с телейтоспорами и также содержат по два ядра, но кариогамии в них не происходит, и они прорастают, образуя выходящую через пору длинную двуядерную клетку.

Таким образом, особенности развития *Uredinella* указывают на близость ржавчинных грибов с аурикуляриевыми, причем последние как мало специализированная группа должны рассматриваться в качестве исходных и ржавчинные выводиться из них. В свое время еще де Бари указывал, что эцидий ржавчинных грибов может рассматриваться как гомолог плодового тела. Следовательно, с этой точки зрения ржавчинные грибы еще не утратили полностью плодового тела, наличие которого (хотя и слабо развитого) характерно для аурикуляриевых.

Вопрос о первичности или вторичности разнохозяйности ржавчинных грибов решается по-разному. Исходя из того, что на более низких ступенях эволюционного развития покрытосеменных паразитируют разнохозяйные ржавчинные, следует сделать вывод в пользу первичности разнохозяйности последних. Так, представители семейства *Melampsoraceae* почти все разнохозяйные; они как раз и паразитируют на относительно примитивных растениях — на папоротниках и голосеменных. Что же касается семейства *Russiniaceae*, то эти ржавчинники паразитируют на покрытосеменных, т. е. на высокоразвитых растениях, и представлены видами и разнохозяйными, и однохозяйными. Последние особенно распространены на наиболее эволюционно продвинутых покрытосеменных — сложно-

цветных, что говорит в пользу вторичности однохозяйных ржавчинных грибов. Отсюда легко сделать вывод, что среди ржавчинных наиболее примитивны *Melampsoraceae*, а семейство *Russiniaceae* стоит на более высокой ступени эволюции.

Сторонники противоположной точки зрения рассматривают однохозяйность ржавчинных как явление первичное. Они допускают, что исходная форма ржавчинных не была еще специализированной в отношении поражения разных видов высших растений и только со временем приспособилась к паразитированию на определенных видах растений, образовав двуххозяйные (и вообще разнохозяйные) виды.

Другие предполагают, что разнохозяйность возникла при завоевании нового хозяина скачкообразно, причем этот скачок приписывается диплоидной фазе гриба, которая, перейдя на нового хозяина, утратила способность заражать хозяина первоначального, где сохранилась гаплоидная фаза.

Несовершенные грибы (*Fungi imperfecti*)

Группа несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*) является искусственной. Они объединяются в отдельный класс по наличию многоклеточного мицелия и отсутствию высших спороношений. Несовершенные грибы представлены или как стерильные грибницы без каких-либо специальных органов размножения, или как почкующиеся клетки (например, *Toxula*, относящаяся к так называемым дрожжевидным грибам); чаще всего на их стерильных грибницах развиваются различные конидиальные спороношения.

По своему происхождению большинство несовершенных грибов, вероятно, относится к сумчатым грибам, где вообще широко распространены конидиальные стадии. По мере изучения у многих несовершенных грибов находят и сумчатые спороношения и тогда эти виды переносят из группы несовершенных в ту или иную группу аскомицетов. Однако вполне вероятно, что у многих несовершенных грибов высшие спороношения совершенно утрачены, и они, таким образом, являются «истинными» несовершенными грибами.

МИКСОМИЦЕТЫ (*MYXOMYCETES*)

Миксомицеты (*Mycetozoa*) представляют группу бесхлорофильных организмов, стоящих на границе между растительным и животным миром, в силу чего их иногда называют *Mycetozoa*.

По отсутствию хлорофилла, характеру спороношений, сапрофитному или паразитному (у немногих) образу жизни миксомицеты отчасти напоминают грибы, но существенно отличаются от них по организации своего вегетативного тела и по циклу развития.

Их вегетативное тело представлено так называемым плазмодием — голой сетчатой массой протоплазмы с неопределенно большим количеством ядер. Во время вегетативной жизни плазмодий обладает амебообразным движением, что отчасти сближает миксомицеты с представителями животного мира.

На плазмодии со временем возникают спороношения, причем плазмодий почти весь распадается на большое количество спорангиев, одетых плотной оболочкой и располагающихся тесными группами. У многих миксомицетов спорангии соединяются в довольно крупные спороношения в форме горошин или даже в значительно более крупные образования, приобретающие подушковидные формы, называемые эталиями.

Содержимое спорангиев и эталиев распадается на одноклеточные споры, одетые плотной оболочкой, причем перед образованием спор происходит редукционное деление. Споры одноядерны и гаплоидны. При прорастании их плазматическое содержимое выходит наружу, разделяется на две части, и каждая из них превращается в зооспору. Недавними наблюдениями обнаружено, что зооспоры миксомицетов являются не одножгутиковыми, как считалось прежде, а двужгутиковыми.

Зооспоры размножаются путем митотического деления и затем, втягивая свои жгутики, превращаются в амебы, называемые миксамебами. Последние размножаются делением и попарно копулируют, причем сливаются и их гаплоидные клеточные ядра. Возникшие таким образом диплоидные амебы сливаются друг с другом, но их ядра сохраняют свою обособленность. В результате образуется масса плазмодия с многочисленными диплоидными ядрами.

Итак, после слияния попарно миксамеб миксомицеты вступают в диплоидную фазу, в которой и продолжается вся их жизнь до наступления спорообразования, которое предваряется редукционным делением.

От типичных миксомицетов, являющихся сапрофитами, отличаются немногие формы, ведущие паразитный образ жизни. Таковы виды семейства *Plasmodiophoraceae* — внутриклеточные паразиты. Последние имеют некоторое сходство с миксохитридиевыми грибами, которые также представлены в вегетативном состоянии голой протоплазменной массой и образуют иногда небольшие внутриклеточные плазмодии (как и *Plasmodiophora brassicae*). Эти признаки, свойственные представителям *Plasmodiophoraceae*, позволяют некоторым систематикам сближать миксомицеты с грибами и объединять их в один тип с последними. Однако преобладанием диплоидной фазы в цикле развития и размножением диплоидных ядер миксомицеты резко отличаются от миксохитридиевых грибов, которые являются гаплоидами. *Plasmodiophoraceae*, как и миксомицеты, диплоидны. Это дает основание относить *Plas-*

modiophogaseae к миксомицетам в качестве их ветви, приспособившейся к внутриклеточному паразитизму.

Сходство некоторых миксомицетов (например, *Plasmodiophogaseae*) с миксохитридиевыми грибами позволяет думать, что корни этих групп растений близки друг к другу. Вероятно, их следует искать среди простейших жгутиковых.

В частности, на происхождение миксомицетов из жгутиковых указывает наличие у тех и других зооспор; кроме того, у типичных жгутиковых (*Dinamoebidium varians*) наблюдаются амебообразные состояния и даже слияние амеб в общую массу типа плазмодия. С грибами же миксомицеты по существу имеют лишь внешнее сходство: они похожи на них своими спорангиями и способом разбрасывания спор.

ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники (Lichenes) — симбиотические организмы, образовавшиеся из сожительства гриба и водоросли, соединившихся в единый комплекс с новыми морфологическими, физиологическими и экологическими свойствами, иными, чем у грибов и водорослей. Разъяснению двойной природы лишайников способствовали известные работы О. В. Баранецкого (1867) и А. С. Фаминцына (1867). Окончательное установление природы лишайников как симбиотических организмов принадлежит Швенденеру (1867—1869).

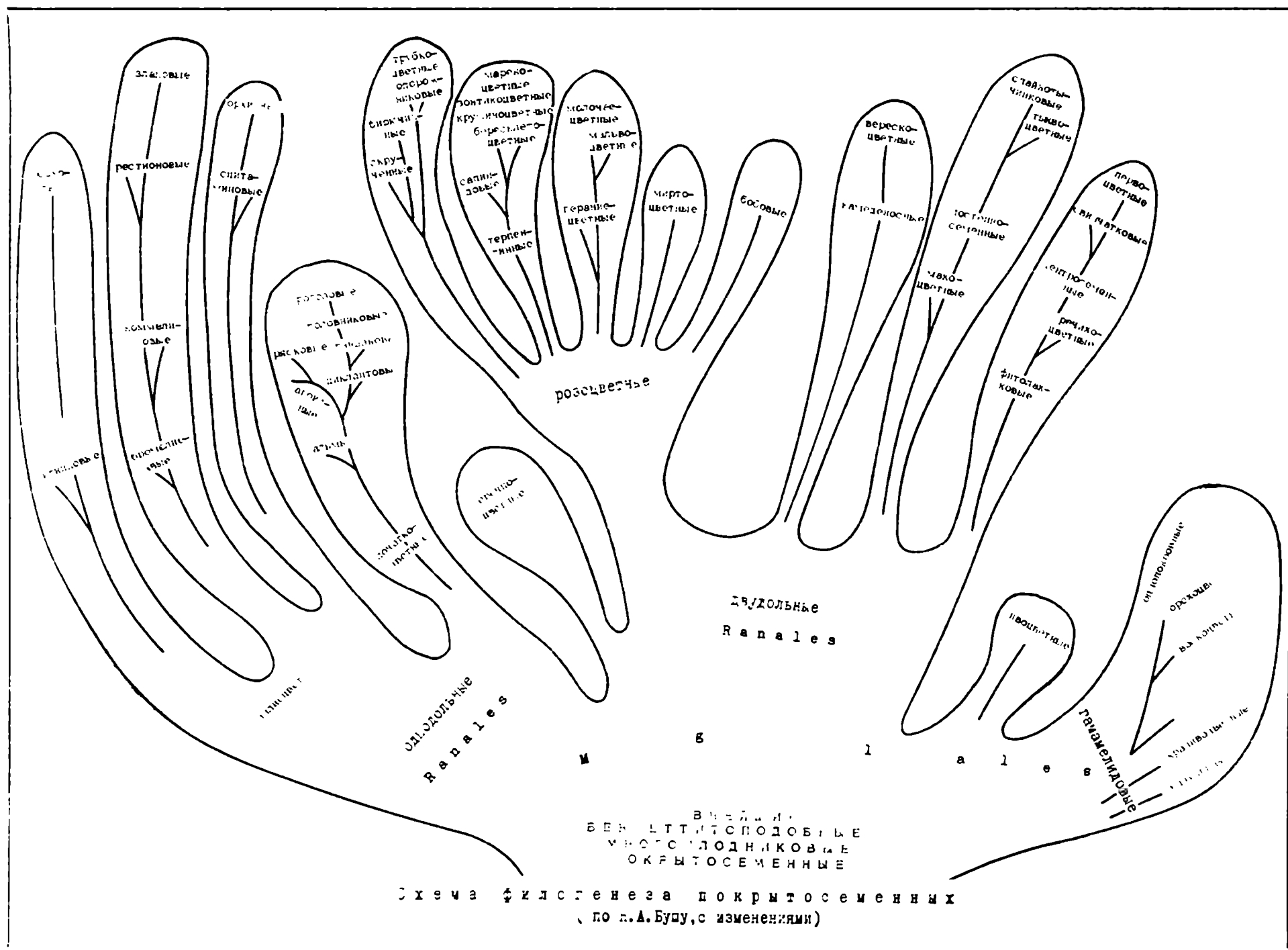
Происхождение лишайников полифилетическое. В разное время грибы из различных групп, встречаясь на своем пути с различными водорослями, вступали с ними в обоюдно полезное сожительство, образуя своеобразные единые комплексные организмы, получившие наименование лишайников.

В сожительстве с грибами участвуют водоросли, относящиеся к двум типам — зеленых и сине-зеленых водорослей. Гриб как компонент лишайника принадлежит чаще всего к аскомицетам, редко — базидиомицетам (некоторые тропические формы лишайников).

Эволюция лишайников шла главным образом в направлении увеличения ассимилирующей поверхности таллома, уменьшения его зависимости от субстрата, замены менее надежного размножения спорами соредиями. В соответствии с этими изменениями осуществлялся переход от накипных форм к чешуйчатым, листовым и кустистым.

Появление лишайников известно лишь с верхнего мела (*Oreograpta*). Позднее, в эоцене (нижний третичный период) находки остатков лишайников нередки (*Cetraria* и *Cladonia*). Все ставшие известными ископаемые формы лишайников удивительно напоминают современные.

ФИЛОГЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ И ИХ ГЛАВНЕЙШИЕ ОТЛИЧИЯ ОТ НИЗШИХ

Высшие растения — обитатели воздушной среды, растения наземные, произошли они от растений низших и характеризуются рядом признаков высокой организации. У низших растений тело представлено слоевищем, или талломом, у высших растений тело расчленено на стебель и лист, в силу чего они называются листостебельными.

Для высших растений характерно ритмическое чередование поколений — полового (гаметофита или гаплофазы) и бесполого (спорофита или спорофазы), им свойственны многоклеточные спорангии на спорофитах и многоклеточные гаметангии на гаметофитах. В спорангиях у низкоорганизованных высших растений развиваются одинаковые споры — это растения равноспоровые; у эволюционно более продвинутых растений образуются споры разной величины: мелкие — микроспоры и крупные — макро- или мегаспоры. Микроспоры при прорастании производят мужской гаметофит, дающий начало сперматозоидам или спермиям, макроспоры развивают гаметофит женский, производящий яйцеклетки. Спермии и сперматозоиды развиваются в органах, называемых антеридиями, яйцеклетки — в архегониях.

Подразделение растений на низшие и высшие — весьма искусственно, и резкой грани между ними провести нельзя. Так, некоторые низшие растения, например красные и бурые водоросли, имеют уже листовидные органы, тканевое строение, многоклеточные гаметангии. С другой стороны, у некоторых высших растений расчленения на стебель и лист нет и они являются талломными. Таковы моховидные, среди которых имеются и слоевищные, и листостебельные формы.

Высшие растения можно подразделить на два больших отдела: высшие споровые (*Sporophyta*) и растения семенные (*Spermatophyta*). Первые представлены типом моховидных (*Bryopsida*) и группой типов, которым придается название папоротникообразных (*Pteridophyta*): псилофитовидные (*Psilophytopsida*); псилотовидные (*Psilotopsida*), плауновидные (*Lycopsidea*); клинолистовидные, или членистые (*Sphenopsida, seu Articulata*), и папоротниковидные (*Pteropsida*). Семенные растения подразделяются на типы голосеменных (*Gymnospermae*) и покрытосеменных (*Angiospermae*).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Высшие растения, по всеобщему убеждению, произошли от водорослевого предка. В пользу этого предположения говорят следующие факты: 1) в истории Земли эре высших растений предшествовала эра водорослей; 2) сходство наиболее примитивных высших растений — псилофитовых — с водорослями, в частности, дихотомический характер их ветвления; 3) сходство в чередовании поколений высших растений и многих водорослей; 4) наличие многоклеточных гаметангиев у высших растений и у некоторых водорослей; 5) наличие у большинства высших растений мужских гамет в виде сперматозоидов; 6) сходство в строении и функции хлоропластов.

Переход из водной среды в воздушную мог осуществиться, естественно, лишь в процессе длительной эволюции. Наземные условия существования резко отличаются от условий существования в водной среде, и водорослевый предок высших растений должен был как-то приспособиться к этим новым для него условиям жизни.

Трудно думать, чтобы предками высших растений могли быть высокоорганизованные водорослевые формы. Их органы были специализированы применительно к водной среде. При выходе на сушу такие растения, конечно, должны были бы погибнуть. Гораздо вероятнее, что высшим растениям дали начало простоорганизованные водоросли. Последние при выходе на сушу смогли выработать новые органы, способные питать их и защищать от неблагоприятных условий новой для них внешней среды.

В качестве предков высших растений одни ученые предполагают зеленые водоросли, другие — бурые, третьи — красные.

Сторонники гипотезы происхождения высших растений от зеленых водорослей приводят ряд доводов в пользу этой гипотезы: 1) одинаковость фотосинтезирующих пигментов и основного их продукта у зеленых водорослей и высших растений; 2) наличие среди зеленых водорослей наземных форм, которые живут на поверхности почвы, на коре деревьев и т. д.; 3) наличие у некоторых зеленых водорослей кутикуляризации, т. е. признака растений, вышедших в воздушную среду, свойствен-

ного высшим растениям (водоросль *Cladophorella*); 4) наличие среди зеленых водорослей форм с чередованием поколений (водоросль *Ulva*); 5) многообразие у зеленых водорослей форм слоевищ, среди которых имеются разные приближения к организации высших растений; 6) наличие у некоторых зеленых водорослей многоклеточных гаметангиев (харовые водоросли).

Одним из сторонников происхождения высших растений из зеленых водорослей является Боуэр (Bower, 1935). Он полагает, что начало всем наземным растениям дали зеленые водоросли типа равножгутиковых (*Isocontae*), не обладавшие антитетической сменой поколений. При выходе на сушу их представители в качестве приспособления к условиям воздушной среды выработали новообразование в виде спорофита. Из зиготы, в условиях водной среды производившей споры непосредственно путем редукционного деления, в новой среде благодаря отсрочке мейоза и наступлению ряда митотических делений возник диплоидный плодущий телом, т. е. радиально построенное цилиндрическое тело, на концах его разветвлений могли развиваться спорангии, а в них — гаплоидные споры. По Боуэру, таким образом, спорофит рассматривается как новообразование, вдвинувшееся между двумя половыми поколениями в результате приспособления растений к наземному образу жизни.

Эта точка зрения Боуэра на происхождение спорофита не разделяется большинством современных ботаников. В частности, К. И. Мейер (1946) указывает, что спорофит возник еще в водной среде у водорослей и многим из них, в особенности бурым, свойственна антитетическая смена поколений в цикле онтогенеза.

Исходя из того, что антитетическая смена полового и бесполого поколений наиболее ясно и разнообразно выражена у бурых водорослей, а также из ряда других соображений, К. И. Мейер склоняется к мысли, что исходными для высших растений были именно бурые водоросли. Поскольку многие водоросли обладают антитетической сменой поколений с хорошо развитым спорофитом (например, из зеленых водорослей — *Ulva*, *Entheromorpha*, из бурых водорослей — *Laminaria*, *Lessonia*, *Dictyota*), можно думать, что у наземных растений спорофит не образовался вновь, а они получили его от предков — водорослей. Такова точка зрения К. И. Мейера и многих ботаников.

С другой стороны, можно усомниться, чтобы вышедшие на сушу водоросли с уже имевшейся у них сменой поколений могли бы сохранить в новых условиях спорофитное поколение как не приспособленное к воздушной среде. Скорее у вышедших на сушу водорослей была только потенция к возникно-

вению спорофита, который в наземных условиях должен был сформироваться как новообразование.

Каковы же основные положения авторов, считающих, что исходными для высших растений были бурые водоросли?

Главный довод состоит в том, что существует определенный параллелизм в чередовании поколений у высших растений и у бурых водорослей и сходство в формах этого чередования. И у бурых водорослей, и у высших растений чередование поколений представлено двумя главными формами: первая из них — доминирование гаметофита и подчиненная роль в цикле онтогенеза спорофита (у бурых водорослей тип *Cutleria*, у высших растений моховидные); вторая — доминирование спорофита и подчиненное положение гаметофита (у бурых водорослей тип *Laminaria*, *Lessonia* и др., у высших растений папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные).

Второй довод состоит в том, что в эволюционном развитии эти водоросли смогли приобрести тканевое строение и достичь крупных размеров.

Конечно, вышедшие на сушу предки бурых водорослей не были крупными формами и не имели тканевого строения, но, очевидно, они таили в себе потенциальную возможность и усложнения своего строения, и выработки крупных форм. Эта потенция в ходе эволюции проявилась как в развитии самих бурых водорослей, достигших крупных размеров и тканевого строения своих талломов, так и в развитии высших растений, которым они дали начало.

Добавим, что бурые водоросли в ходе эволюции перешли от изогамии к гетерогамии и затем к оогамии и приобрели способность образовывать многоклеточные гаметангии. Эта потенция к выработке многоклеточных гаметангиев бурых водорослей позволила высшим растениям развить многоклеточные половые органы — антеридии (мужские) и архегонии (женские).

Таковы главнейшие соображения о происхождении высших растений от бурых водорослей. Однако, повторяем, высшие растения произошли, конечно, не от современных бурых водорослей, а от их предков, не отличавшихся столь сложной организацией, какая присуща современным формам, но имевшим потенцию к все более и более сложному развитию.

Зеленые водоросли в противоположность бурым не выработали крупных тканевых форм и не пошли в своем развитии далее формирования одноклеточных гаметангиев. Чередование поколений у них в основном также отсутствует: зигота сразу же претерпевает редукционное деление и производит гаплоидные гаметы и от них гаплоидные гаметофиты. Спорофита как такового они обычно не образуют.

Таким образом, зеленые водоросли, как правило, не обладали потенциальной способностью развивать сложные, крупные, тканевого строения формы, и потому едва ли их предки могли дать начало высшим растениям.

Все же объективность требует отметить, что и среди зеленых водорослей встречались, хотя и очень редко, такие, которые приобрели способность к чередованию поколений (например, *Ulva*, *Entheromorpha*) и к образованию многоклеточных гаметангиев (харовые водоросли). Нельзя поэтому полностью отрицать того, что и у зеленых водорослей имелась какая-то потенция к усложнению их строения и к чередованию поколений. Однако она была выражена гораздо слабее, чем у водорослей бурых *.

Одним из возражений против гипотезы происхождения высших растений от бурых водорослей является то, что они отличаются по пигментам своих хлоропластов от высших растений. Для последних характерно наличие в хлоропластах хлорофиллов «а» и «б», каротина $C_{40}H_{56}$ и ксантофилла $C_{40}H_{56}O_2$, между тем бурые водоросли в своих хлоропластах содержат хлорофиллы «а» и «с», каротин, ксантофилл и другие каротиноиды, в основном бурый пигмент фукоксантин $C_{40}H_{56}O_6$, отсутствующий у высших растений. Показательно и то, что среди бурых водорослей отсутствуют формы, способные существовать в наземных условиях (в противоположность водорослям зеленым).

Еще одно отличие высших растений от бурых водорослей проявляется в том, что в качестве запасного материала они вырабатывают крахмал, а бурые водоросли — полисахарид ламинарин. Последний, однако, близок к каллозе, встречающейся в ситовидных трубках высших растений.

Приведенные здесь соображения и факты склоняют некоторых современных ботаников к признанию гипотезы происхождения высших растений от бурых водорослей, хотя многие авторитеты склонны считать предками высших растений водоросли зеленые (Н. А. Буш, Н. И. Кузнецов, Б. М. Козо-Полянский и др.).

Оснований производить высшие растения от красных водорослей немного. Не говоря уже о своеобразии характерных для этих водорослей пигментов их хлоропластов (кроме хлорофилла «а», они содержат только у них встречающийся хлорофилл «д» и, кроме каротина и ксантофилла, пигменты фико-

* С конца двадцатых годов настоящего столетия среди зеленых водорослей было констатировано наличие антитетической смены поколений и у ряда других видов: изоморфная — у *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Anadyomene*, *Microdictyon* и гетероморфная — у *Monostroma*, *Urospora*, *Halicystis*. Таким образом, эти факты значительно усиливают позицию сторонников происхождения высших растений от зеленых водорослей.

циан и фикоэритин, свойственные только красным и сине-зеленым водорослям), красные водоросли совершенно лишены жгутиковых стадий, столь характерных для высших споровых и низших голосеменных растений. Кроме того, весь цикл развития у высших форм красных водорослей, хотя и сопровождается чередованием поколений, настолько своеобразен, что не имеет параллелей у высших растений.

Принимая положение, что высшие растения произошли от бурых водорослей, необходимо еще решить, какие типы из ныне существующих бурых водорослей наиболее близки к ним и все ли высшие растения возникли от одного какого-то типа бурых водорослей (монофилетично) или исходные предки бурых водорослей, давшие начало высшим растениям, принадлежали к разным формам этих водорослей.

Среди высших растений, как уже указывалось, мы встречаемся с двумя линиями эволюции: в одной линии развивался и совершенствовался гаметофит, а спорофит, хотя до известной степени и усложнялся в своем строении, однако все же занимал (и занимает) подчиненное по отношению к гаметофиту положение. Это линия моховидных, не произведшая в ходе эволюции новых типов растений. В другой линии, наоборот, все более и более усложнялся спорофит, который и занял в цикле развития этих высших растений доминирующее положение, тогда как гаметофит все более и более редуцировался. Это линия папоротникообразных (в широком смысле) и семенных растений.

Подобные отношения в чередовании поколений известны и среди бурых водорослей. Здесь имеются такие формы, как ламинария с доминированием спорофита и кутлерия с доминированием гаметофита. Обе эти водоросли являются гетерогенераторными, т. е. спорофит и гаметофит у них различаются морфологически. То же отмечается и у всех высших растений.

Отсюда естественно было бы сделать вывод, что тип ламинарии с преобладанием спорофазы мог быть исходным для спорофитной линии развития высших растений, а тип кутлерии — для линии с преобладанием в онтогенезе гаметофитной фазы.

Так можно мыслить бифилетическое происхождение высших растений от предков бурых водорослей. Однако при этом встает вопрос, как две разные формы могли произвести у всех высших растений (и у гаметофитной, и у спорофитной линии) одинаковые по строению половые органы — антеридии и архегонии.

Поскольку обе исходные для высших растений формы принадлежали к одному и тому же типу водорослей, именно к бурым, то можно полагать, что обе эти формы, обладая многокамерными гаметангиями принципиально одинакового стро-

ения и претерпевая одинаковую эволюцию, способны были произвести и одинаковые микро- и макрогаметы высших растений — мужские в виде антеридиев и женские в виде архегониев. Итак, предположение о бифилетическом происхождении высших растений от бурых водорослей не представляет собой чего-то невероятного, напротив, его можно мыслить как возможное.

С другой стороны, на основании именно принципиально полного сходства в строении половых органов — антеридиев и архегониев у всех высших растений (и в гаметофитной, и в спорофитной линиях развития) высказывается мнение о монофилетическом происхождении этих растений. Такую точку зрения поддерживают многие ботаники, в частности К. И. Мейер, производящий все высшие растения от одного предка из бурых водорослей (1946), Б. М. Козо-Полянский, считающий, однако, что высшие растения произошли от водорослей зеленых.

Согласно этой точке зрения, исходной формой для высших растений послужила изогенераторная водоросль (бурая или зеленая). Если считать, что высшим растениям дали начало бурые водоросли, то в качестве исходного типа следует принять тип *Dictyota*, если же производить их от зеленых водорослей, то за исходный тип следует принять *Ulva*.

При этом предполагается, что с момента выхода на сушу потомки изогенераторного типа водоросли могли в зависимости от неодинаковых условий среды эволюционировать в двух направлениях и образовать две линии развития: гаплоидную, представленную моховидными, и диплоидную, представленную папоротникообразными и семенными растениями.

Кажется все же, предположение о бифилетичности происхождения высших растений от гетерогенераторного предка правдоподобнее объясняет возникновение двух линий эволюции высших растений — гаметофитной и спорофитной.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ (SPOROPHYTES)

Высшие споровые растения характеризуются размножением при помощи спор — одноклеточных образований — и этим признаком резко отличаются от растений семенных, размножающихся семенами — образованиями многоклеточными.

Высшие споровые растения связаны в своем происхождении с низшими, и резкой границы между ними провести нельзя. Так, моховидные в лице печеночников представлены не только листостебельными формами, но и слоевищами — формами, характерными для низших растений. Псилофиты нередко имеют водорослевый облик и таким образом сохраняют вид низкоорганизованных растений.

МОХОВИДНЫЕ (BRYOPSIDA)

Моховидные являются наиболее примитивными растениями среди современных высших растений. Хотя их достоверные ископаемые остатки известны лишь из карбона, однако происхождение их, вероятно, относится к глубокой древности, поскольку уже в карбоне моховидные были представлены довольно высоко специализированными формами. Кроме того, возможно, что некоторые споры сухопутного типа, обнаруженные в кембрии, принадлежат отчасти моховидным. В последнее время споры моховидных были обнаружены в силуре и девоне; это дает основание полагать, что моховидные существовали уже в эти периоды палеозоя.

Среди моховидных имеются не только листостебельные, но и талломные формы. Характерный признак всех моховидных — отсутствие корней. Всасывание воды и прикрепление к субстрату у моховидных осуществляется ризоидами, представляющими выросты эпидермиса.

У моховидных отсутствует стель. Только у наиболее сложно построенных представителей (семейство Polytrichaceae) появляются проводящие элементы, сходные с трахеидами и с ситовидными трубками.

Для моховидных, как и для всех высших растений, характерно чередование полового и бесполого поколений, но с преобладанием полового поколения. Бесполое поколение у них

представлено так называемым спорогонием — небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть которой превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита, его питающего.

Моховидные представляют гаметофитную линию эволюции среди высших растений. У всех остальных высших растений в цикле развития доминирует бесполовая фаза (спорофит).

У моховидных имеются родственные связи с псилофитовыми, что может свидетельствовать об общности их происхождения. Б. М. Козо-Полянский даже пишет, что «мохообразные еще настолько близки к псилофитовидным, что граница между ними (по ископаемым остаткам) не всегда может быть проведена. Спорангии псилофитовидных, найденные отдельно от синтеломов, могут быть приняты за целые спорогоны мхов, особенно типа *Sphagnopsida*».

Действительно, у некоторых псилофитовых (у *Horneophyton*) спорангии построены весьма сходно со спорогониями таких моховидных, как *Sphagnum* и *Andreaea*. Особый интерес представляет псилофит *Sporogonites*, одиночный спорангий которого сильно напоминает спорогоний мхов, в особенности мха *Sphagnum*. Род *Sporogonites* можно рассматривать как промежуточное звено между псилофитовыми и моховидными.

Моховидные делятся на три самостоятельных класса:

1. Печеночные мхи (*Hepaticae*).
2. Антоцеротовые мхи (*Anthocerotae*).
3. Лиственные мхи (*Musci*).

Печеночные мхи представлены как талломными формами, так и листостебельными, причем талломные формы появились ранее листостебельных. Последние известны лишь с третичного времени. Споры антоцеротовых мхов обнаружены в карбоне, сфагновые мхи в ископаемом состоянии известны из мезозоя, но вероятны из палеозоя (может быть, из пермского периода — Нейбург, 1956, 1960), андреевые мхи в ископаемом состоянии не найдены, что же касается зеленых мхов, то последние известны с карбона (*Muscites*, сходные с *Polytrichum*).

Палеонтологические данные свидетельствуют в пользу более раннего появления среди моховидных талломных форм, и это дает основание считать, что талломные моховидные являются первичными, а листостебельные — вторичными.

Отсюда вывод о примитивности печеночных талломных форм и об эволюционной продвинутости листостебельных печеночников и листостебельных настоящих мхов.

В пользу взгляда на листостебельные мхи как на вторично усложненные, эволюционно продвинутые формы по сравнению с печеночниками может говорить еще и тот факт, что среди последних разноспоровые формы отсутствуют, между тем как

среди листовенных мхов встречаются не только равноспоровые, но и разнospоровые, например *Macromitrium blumea* (Ява), *Schlotheimia koenigsbergii* (Анды Южной Америки).

Непосредственными предками моховидных следует считать водоросли с антитетической сменой поколений и, вероятно, с доминированием гаметофита, поскольку у моховидных гаметофит преобладает над спорофитом. Согласно этой гипотезе, гаметофит предка моховидных изображается в виде паренхиматической дихотомически ветвящейся пластинки, несущей на своей поверхности многоклеточные гаметангии. Исходя из этого предположения, гаметофит первичных моховидных был пластинчатым, талломным, дорсивентральным, стелющимся по субстрату и имел паренхиматическое строение. Развиваясь в воздушной среде, талломный гаметофит должен был создавать большую ассимиляционную поверхность, что повело к выработке листостебельного строения.

Спорофит моховидных также совершенствовался, но не приобрел самостоятельности, оставаясь связанным с гаметофитом и питаясь за его счет.

Наиболее близки к исходному гипотетическому строению гаметофита из современных моховидных печеночники порядка сферокарповых (*Sphaerocarpaceales*). Род *Sphaerocarpus* образует маленькие пластинчатые талломы, состоящие из однородных паренхиматических клеток, расположенных почти на всем протяжении таллома в один слой. Архегонии и антеридии развиваются на разных особях (растение двудомное). Они скрыты внутри бокальчатых выростов таллома, имеющих наверху отверстие.

Спорофит сферокарповых развивается из архегония внутри бокальчика. Он состоит из ножки и спорангия. Последний вскрывается путем разрушения его однослойной стенки.

Сферокарповые принимаются за исходный тип для дальнейшей эволюции моховидных.

Вегетативное строение гаметофита сферокарповых напоминает строение анакрогинных юнгерманий, но развитие и строение спорофита сближает их с маршантиевыми. Таким образом, сферокарповые как бы объединяют в себе признаки юнгерманиевых и маршантиевых, сами же возникли непосредственно от водорослевого предка.

Эволюция сферокарповых пошла по двум направлениям. В одном направлении сохранялась простота внешнего строения при усложнении внутреннего строения — так возникли маршантиевые (порядок *Marchantiales*), другое направление выразилось в усложнении внешнего строения при сохранении простоты внутреннего. Это направление привело к развитию сперва талломных юнгерманий (*Jungermanniales anacrogynae*), а в дальнейшем листостебельных (*Jungermanniales*

асгогунае). Листостебельные юнгерманий эволюционировали далее к листовным мхам (Musci). Последние разделяются на три порядка:

1. Сфагновые мхи (Sphagnales).
2. Андреевые мхи (Andreaeales).
3. Зеленые мхи (Bryales).

Из них наиболее примитивны мхи сфагновые и мхи андреевые.

По своему строению и развитию антеридии сфагновых мхов напоминают антеридии акрогинных юнгерманий. Они шарообразной или овальной формы и сидят на длинной ножке. По созревании антеридий сфагновых вскрывается на вершине, верхняя часть его стенки разрывается на несколько лоскутов, закручивающихся спирально кнаружи, из раскрывшегося антеридия выходит масса штопорообразно завитых двухжгутиковых сперматозоидов, весьма сходных со сперматозоидами печеночников.

Сфагновые мхи весьма сходны с юнгерманиевыми и по строению архегониев. Из трех обычно развивающихся архегониев один, как и у акрогинных юнгерманий, образуется из верхушечной клетки ветви. Ранние стадии развития архегония у сфагновых мхов подобны таковым печеночников. В довершение всего сфагновые мхи сближаются своей куполообразной спорогенной тканью и начальными стадиями развития спорангия с печеночниками.

Общий вывод из этого краткого обзора строения гаметофита и спорофита сфагновых мхов состоит в том, что сфагновые мхи произошли от каких-то ныне вымерших листостебельных юнгерманий.

Кстати, заметим здесь, что сфагновые мхи обнаруживают некоторые черты сходства с антоцеротовыми мхами, которые иногда рассматриваются в качестве порядка Anthocerotales в составе класса печеночников. Спорогенная ткань в виде купола, начальные стадии развития спорангия, способ раскрытия антеридия, процесс развития архегония у сфагновых мхов такие же, как и у антоцеротовых.

Порядок Andreaeales представляет собой промежуточную группу между сфагновыми и зелеными мхами. Архегонии и антеридии у андреевых мхов по своему строению сходны с таковыми у зеленых мхов, а по наличию колонки в спорогоне, не доходящей, как и у сфагновых мхов, до вершины корсбочки, андреевые мхи сходны с мхами сфагновыми.

Зеленые мхи среди моховидных являются наиболее сложно построенными как в отношении спорофита, так и в отношении гаметофита. Спорогон снабжен хорошо развитыми пе-

ристомом и ножкой, стебли обладают уже зачаточной проводящей системой (например, у *Polytrichum*), напоминающей стелярное строение наиболее примитивных папоротникообразных, а по строению и внешнему виду антеридия и архегония зеленые мхи близки к андреевым мхам. Таким образом, зеленые мхи, очевидно, имеют довольно близкие родственные связи и с *Andreaeales*, и с *Sphagnales*.

Вероятно, *Sphagnales*, *Andreaeales* и *Bryales*, т. е. все листовенные мхи, имеют одного общего предка и в своем происхождении связаны с листовенными юнгерманиями. Так как и *Sphagnales* и *Andreaeales* обнаруживают некоторые родственные связи с *Anthocerotales* (неполная колонка, куполообразный спорангий), то, очевидно, все моховидные имеют общее происхождение.

К сожалению, ископаемые остатки моховидных не дают нам достаточных указаний на происхождение мхов. Наиболее древние их остатки относят к верхнекаменноугольному периоду под общим названием *Hepaticites*. Одни виды этого рода, как, например, *Hepaticites willsi*, имели плоские разветвленные талломы, подобные талломам маршанции, но без сложной дифференцировки во внутреннем строении и без воздушных камер, другим, как *Hepaticites kidstoni*, уже было свойственно расчленение на стебель и лист. Отсюда видно, что уже ко времени карбона печеночные мхи достигли высокого развития. С другой стороны, остатки листовенных мхов древнее третичных мало достоверны. Некоторого доверия заслуживает *Muscites polytrichaceus* из верхнего карбона отэн. Полное отсутствие в осадках третичного периода сфагновых мхов указывает на сравнительно позднее появление этой группы наиболее примитивных листовенных мхов.

Антоцеротовые мхи в учебных пособиях относят обычно к печеночным мхам, однако эти мхи отличаются от последних своеобразным и весьма примитивным гаметофитом и весьма сложно построенным спорофитом, способным к длительному росту при помощи особой меристемы.

Талломы антоцероса розетковидные, 0,5—3 см в поперечнике, по краям надрезанно-лопастные, темно-зеленые. В средней части они состоят из 6—10 слоев клеток, по краям же однослойные. Анатомическое строение таллома очень простое: он состоит из однородных паренхиматических клеток. Эпидермис не выражен. В клетках таллома, как и у водорослей, имеется по одному пластинчатому хроматофору, внутри которого находится пиреноид.

Антеридии и архегонии образуются на одной и той же особи и погружены в ткань таллома. Сперматозоиды двужгутиковые. Из зиготы развивается весьма своеобразный спорофит, в зрелом состоянии имеющий вид довольно толстой ще-

тинки, достигающей в высоту 2—3 см, а у некоторых видов антоцероса, например у американского *Anthoceros fusiformis*, даже 6—16 см. Зрелый спорогоний раскрывается двумя продольными створками, обнажая при этом срединную колонку. Между створками и колонкой располагаются споры и пружинкообразные разветвленные клетки, гомологичные элатерам печеночников. В месте перехода щетинки в гаусторий, внедряющийся в таллом, в спорогонии развивается меристематическая ткань, благодаря чему происходит нарастание щетинки вверх.

В клетках створок имеется по два хроматофора, а в эпидермисе их находятся нормально функционирующие устьица с замыкающими клетками. Кроме того, в створках развита ассимиляционная ткань, благодаря которой спорогоний в значительной мере обеспечивает себя питанием за счет фотосинтеза.

В связи с этим необходимо упомянуть, что у некоторых видов антоцероса, в частности у *Anthoceros fusiformis*, спорогоний, разрастаясь, способен через таллом внедряться в почву и таким образом приобретать самостоятельность и независимое от гаметофита существование, отделяясь от последнего. Этот факт дал основание некоторым ботаникам считать, что у первичных моховидных спорофит был достаточно сильно развит и лишь при дальнейшей эволюции редуцировался, потеряв свою самостоятельность.

Хотя гаметофаза антоцеротовых морфологически представляет собой таллом, однако расположение на талломе половых органов иногда не только с верхней его стороны, но и с нижней говорит о том, что лопасти гаметофазы антоцеротовых у исходных форм были цилиндрическими. Таким образом, исходная организация слоевища гаметофазы антоцерота представляется в виде повторно вильчатой системы теломов (синтелом).

С другой стороны, спорофаза антоцерота представляет собой цилиндр, который можно оценить как одиночный спороносящий телом. При этом по спорофазе антоцероты очень близки к семейству хорнеофитовых из псилофитовых с присущей хорнеофитону колонкой в спорангии и клубневидным основанием.

Б. М. Козо-Полянский (1965), высказывая взгляд на теломную природу как гаметофазы, так и спорофазы антоцеротов, пишет: «Итак, антоцероты — это живые ископаемые, возможно, дегенераты хорнеофитовых...» Он, как и Тахтаджян (а также и ряд других ботаников), рассматривает моховидные в качестве вторичной, редуцированной группы растений и выводит их представителей из псилофитов типа риниевых (хорнеофитовых).

На происхождение и эволюцию моховидных существует две точки зрения. Согласно одной из них, моховидные произошли непосредственно от водорослевого предка, и их эволюция шла от талломных дорсивентральных форм к радиально построенным листостебельным, причем исходными были печеночные мхи типа сферокарповых, как это было указано выше. Другая точка зрения предполагает, что исходными для моховидных послужили псилофиты типа риниевых, которые могли дать начало древнейшим радиально построенным, как и псилофиты, листостебельным печеночникам, подобным современным *Calobryales*. Представители последних (роды *Calobryum* и *Haplomitrium*) обладают подземным корневищеподобным образованием, от которого отходят радиально построенные прямостоячие стебли, несущие по три ряда одинаковых листьев. Предполагается, что тип печеночников *Calobryales* дал начало мхам.

С другой стороны, у некоторых видов порядка *Calobryales* наблюдается иногда как бы переход от радиального строения к дорсивентральному (один из трех рядов их листьев мельче). Отсюда делается вывод, что эволюция моховидных шла в направлении от радиально построенных листостебельных форм к дорсивентральным. При этом предполагается, что с появлением дорсивентральности началась редукция листьев, что в конечном итоге привело к возникновению талломных форм.

Если стать на точку зрения примитивности листостебельного строения моховидных, то наиболее простыми первичными формами этой группы растений должны считаться калобриевые. От последних, видимо, возникли листостебельные акрогинные, а затем и листостебельные анакрогинные юнгерманиевые с ясно выраженным дорсивентральным строением. Дальнейшим этапом в эволюции моховидных был переход от листостебельного дорсивентрального строения к строению слоевищному. Представителями этого последнего направления эволюции явились маршанциевые с их сложным анатомическим строением и, наконец, сферокарповые, у которых упрощение достигло предельной степени.

Из всех печеночников *Calobryales* наиболее сходны с листовенными мхами, что дает основание производить последние от калобриевых. В строении и развитии сфагновых мхов обнаруживается ряд признаков, сближающих их, с одной стороны, с печеночниками, а с другой — с остальными листовенными мхами (*Musci*). С печеночниками и с антоцеротовыми их сближают куполообразная спорогенная ткань, начальные стадии развития спорангия, способ раскрытия антеридия и особенности развития архегония.

Таким образом, листовенные мхи (*Musci*), вероятно, возникли от печеночников типа калобриевых. Сфагновые мхи, как

это уже указывалось выше, эволюционировали в сторону андреевых и, далее, зеленых мхов.

Едва ли, однако, гипотеза о происхождении моховидных от псилофитовых заслуживает доверия. Гораздо естественнее допустить, что талломные формы моховидных являются примитивными, а листостебельные — продвинутыми эволюционно, поскольку низшие растения, в частности водоросли, от которых производятся растения высшие, все являются талломными. Нет достаточно убедительных данных о процессах редукции, будто бы приведших листостебельные формы к формам талломным у моховидных, в частности, совершенно неправдоподобно мыслить, будто редукция проводящей системы у псилофитов привела к бесстебельному строению моховидных. Наконец, построения Б. М. Козо-Полянского в отношении теломной природы гаметофита и спорофита антоцероса страдают явной искусственностью.

Таким образом, точка зрения на происхождение моховидных непосредственно от водорослевого предка и на эволюцию моховидных от талломных форм к листостебельным, прекрасно обоснованная К. И. Мейером (1946), является наиболее правдоподобной.

Антоцеротовые стоят особняком в системе моховидных и, по мнению некоторых ботаников (Кудряшов, 1962), должны выводиться самостоятельно из водорослей. Действительно, антоцеротовые особенно близки к водорослям, обладая хроматофорами, подобными таковым зеленых водорослей, и содержат пиреноиды.

Положение антоцеротовых в системе остается неясным. Обычно их сближают с печеночными мхами, некоторые же систематики выделяют эту группу растений в отдельный класс моховидных (Тахтаджян, 1956) и даже в отдельный подтип антоцеротоподобных (*Anthocerotopsida*) типа предпобеговых (*Proscormorphyta*) (Козо-Полянский, 1965).

Считая гипотезу о происхождении антоцероса непосредственно от водорослевого предка вполне правдоподобной, нелишне будет упомянуть о возможной дальнейшей эволюции антоцероса. Еще в 1895 г. Кемпбелл выдвинул идею о происхождении папоротникообразных (*Pteridophyta*) от антоцероса. По его мнению, неограниченный рост спорогония в соединении с сильно развитой ассимилирующей тканью сближает спорофит антоцероса с самостоятельным спорофитом папоротников. Если представить себе, что ножка спорогония удлинится в виде корня и внедрится в почву, как это наблюдается еще и теперь (вспомним об *Anthoceros fusiformis*), то спорогоний антоцероса приобретет независимость от гаметофита. Предполагая далее, что в течение эволюции на спорофите могли возникнуть ассимилирующие органы в виде листьев, мы приходим к форме

сравнимой со спорофитом низших папоротникообразных (псилофитоподобных).

Хотя идея Кемпбелла и не встретила особого сочувствия, тем не менее в лице Г. М. Смиса она нашла себе талантливую последователя. Последний в сводке по архегониальным растениям (1933) представил конкретную схему происхождения от антоцероса таких форм псилофитов, как *Rhynia* и *Horneophyton*. Спорофит подобных псилофитов, будучи безлистным, лишенным корня, весьма уже напоминает спорофит антоцероса. Можно представить себе, что меристематическая зона спорофита антоцероса сдвинулась на вершину спорогония и последний приобрел способность дихотомически ветвиться, причем спорообразующая ткань сосредоточилась на возникших при дихотомическом ветвлении телом. Так могли возникнуть спорангии на конечных телом и образоваться формы, подобные псилофитам.

Если стать на точку зрения Смиса и Кемпбелла, то эволюция от низших растений к высшим представляется в следующем виде. От водорослевого предка (вероятно, типа зеленой водоросли, у которой не было еще чередования поколений) возник какой-то весьма примитивный талломный наземный организм — гаплоид. Примитивность подобного организма способствовала его выживанию в условиях воздушной среды. С течением времени в развитии талломной гаплоидной формы наступила перемена: между этим гаплоидом и его производным — зиготой — «вдвинулся», как это предполагает Боуэр (Bower, 1908, 1935), спорофит, производящий споры и обеспечивающий наземное размножение возникшей таким образом новой формы. Отсюда уже недалеко до возникновения формы типа антоцероса, а от него и типа псилофитовых. Линия развития может быть представлена в таком виде:

водорослевый предок →
Anthoceros → *Rhynia* — *Horneophyton*.

Если принять гипотезу о происхождении антоцероса непосредственно от водорослевого предка и происхождении от него типа псилофитовых, то возникает вопрос, каково же происхождение остальных моховидных и каковы их отношения к антоцеросу. Кажется, можно мыслить, что происхождение всех моховидных было монофилетическим: исходный водорослевый предок у всех моховидных был один, но он рано эволюционировал в двух направлениях. Одно из этих направлений привело к возникновению антоцеротовых, а другое — к развитию печеночников типа сферокарповых, которые в свою очередь эволюционировали к маршанциевым и юнгерманиевым, а от последних возникли листовые мхи.

Антоцеротовая гипотеза подкупает своей стройностью, выражающейся в монофилетическом происхождении всего расти-

тельного мира: от водорослевого предка пошли две линии развития — одна дала все моховидные, а другая — антоцеротовые, от которых возникли псилофиты и вся спорофитная линия эволюции.

ПСИЛОФИТЫ (PSILOPHYTOPSIDA)

Первыми достоверно известными представителями высших растений являются псилофиты. Они были широко распространены по всей суше уже в силуре, а возникли, вероятно, много раньше (возможно, в кембрийский период). Расцвет псилофитовой флоры был в раннем девоне. До верхнего девона, по-видимому, дожили лишь немногие представители псилофитов.

Подобно тому, как покрытосеменные появились в мелу в огромном разнообразии форм, так и псилофиты появились сразу в большом разнообразии. При этом самые древние силурийские псилофитовые несколько не примитивнее девонских. Это служит одним из доказательств, что псилофиты возникли задолго до силура.

Впервые псилофиты были открыты в 1859 г. в нижнем девоне Квебека (Канада) Даусоном, который назвал найденный вид *Psilophyton princeps*. Значительно позднее, в 1917 г., английские палеоботаники Кидстон и Лэнг в угольных шахтах нижнего и среднего девона Шотландии обнаружили другие виды псилофитов и притом в значительных количествах. Кроме того, они подтвердили реальность *Psilophyton princeps*, открытого Даусоном. В настоящее время псилофиты в ископаемом состоянии найдены на всех материках земного шара и насчитывают свыше 20 родов и большое число видов.

Известны лишь спорофазы псилофитов, гаметофиты их до сих пор не найдены.

Организация псилофитов была весьма примитивной, и многие из них были похожи на водоросли, не имея еще расчленения на стебель и листья. Корней у них тоже не было. Тело псилофитов было представлено главной осью, которая обычно многократно дихотомически ветвилась. Конечные разветвления главной оси псилофитов получили название теломов. Некоторые из последних несли на конце спорангий. В результате дихотомического ветвления нижней конечности оси возникли так называемые ризоиды — прототипы корней. На них развивались ризоиды — прототипы корневых волосков.

Снаружи ось и теломы были покрыты тканью, состоящей из клеток с немногочисленными устьицами, это свидетельствует, что псилофиты были наземными растениями.

Как ни примитивно было анатомическое строение псилофитов, однако они обладали уже проводящей системой в виде стели, которая у большинства их представляла типичную про-

тостель. Ксилема у большинства форм состояла из кольчатых, реже из спиральных трахейд, а флоэма — из удлинённых с косыми стенками клеток без ситечек.

Спорангии сидели по одному на вершине теломов. Строение спорангиев было весьма примитивным, не имелось никаких приспособлений для их раскрывания. В них развивалось большое количество одинаковых спор. Псилофиты, таким образом, были растениями равноспоровыми.

Большинство псилофитов были типичными наземными растениями, обитавшими преимущественно на болотистых местах. Некоторые из них вели земноводный образ жизни, но были и водопогруженные формы, например *Zosterophyllum*.

Хотя некоторые псилофиты, как уже было сказано, имели водорослевый облик, однако переходных форм между ними и водорослями не обнаружено, что, конечно, затрудняет решение вопроса о происхождении псилофитов.

Псилофиты — самая простая по организации и самая древняя из известных в настоящее время групп высших растений.

Примитивность псилофитов выражается и в их дихотомическом (древнейшая форма) ветвлении, и в их простом анатомическом строении, в отсутствии у них листьев, корней и в расположении спорангиев непосредственно на осевых органах (теломах).

От псилофитов многообразные переходы, как мы увидим в дальнейшем, ведут ко всем другим группам высших растений.

Наиболее примитивными среди псилофитов были риниевые (порядок *Rhyniales* с семействами *Rhyniaceae*, *Horneophytaceae* и *Pseudosporochneaceae*).

Для семейства риниевых, к которому принадлежат роды *Rhynia*, *Loganella*, *Zosterophyllum*, *Taenioocrada*, характерны спорангии без колонки; для хорнеофитовых с их представителем *Horneophyton* типичны спорангии с колонкой и «надетым» на нее в виде колокола споровым мешком; для псевдоспорохновых, представителем которых является род *Pseudosporochneus*, характерен внешний облик в виде деревца до 3 м высоты с конечными вегетативными уплощенными теломами и со следами сращения их между собой. Подобное сращение соседних теломов и их уплощение, по воззрениям Козо-Полянского (1927), а затем Боуэра (1935), повело к развитию листьев теломного происхождения у высших растений крупнолистной (макрофильной) линии эволюции.

Проводящий пучок у представителей порядка *Rhyniales* представлен протостелью.

Эволюционно более продвинутыми по своей организации являются представители порядка *Asteroxylales*, к которому принадлежат семейства *Psilophytaceae* и *Asteroxylaceae*.

Для псилофитовых с их представителем *Psilophyton* характерны спорангии, свешивающиеся вниз на конечных теломмах, и закрученные на концах вегетативные теломы. Проводящий пучок у них представлен протостелью. Морфологической особенностью псилофита является спиральная свернутость верхушек его теломов — черта, свойственная листьям папоротников. Кроме того, некоторые виды псилофитов обладали ветвями, покрытыми широкими у основания и заостренными на верхушке шиповидными выростами до 3—4 миллиметров длины.

Семейство астероксилых включает в себя наиболее специализированных представителей, в частности род *Asteroxylon*, известный из среднего девона. Виды этого рода обладали подземным дихотомически разветвленным ризоидом, некоторые из верхушек ветвей которого развивались в тонкие повторно дихотомированные веточки, исполняя, по-видимому, функцию корней.

В то время как представители риниевых характеризовались дихотомическим ветвлением главной оси, у астероксилон ветвление было моноподиальным.

Дихотомия является древнейшей формой ветвления, из которой постепенно путем процесса, названного Потонье (*Potonie*, 1912) перевершиниванием (*Uebergipfelung*), выработались иные способы ветвления, прежде всего моноподий. У псилофитов мы как раз наблюдаем эволюцию от типичной дихотомии к моноподиальному ветвлению. Так, у *Rhynia major* имеет место типичная дихотомия, у *Horneophyton lignieri* одна из ветвей начинает развиваться сильнее, сдвигая другую в сторону, у *Rhynia gwupne-vaughani* имеются боковые побеги, которые можно рассматривать как подавленные ветви дихотомии, и у *Asteroxylon*, наконец, наблюдается настоящее моноподиальное ветвление у вегетативных побегов, побеги же, несущие спорангии, сохранили дихотомию.

Если в отношении порядка риниевых можно сказать, что его представители были безлистными растениями (по терминологии Козо-Полянского «растения-голоросли»), то у астероксилых уже появляются зачатки листьев в виде шиповидных (шиловидных) поверхностных выростов на оси (так называемые энации). Хотя в основание каждого такого выроста вступал проводящий пучок, однако он не проникал далеко внутрь его.

Надземные оси у астероксилон в центре содержали актиностель. На поперечном разрезе такого рода стель внутри содержала звездчатой формы ксилему, которая была окружена снаружи флоэмой. У *Asteroxylon elberfeldense* в нижней части главной оси актиностель переходит в сифоностель. Таким образом уже у псилофитов наметилась эволюция от про-

тостели к стелям более сложного строения. Ризомоиды астероксилон сохраняли стель в виде протостели.

Спорангии у астероксилон достигали 1 мм в длину и сидели на концах безлистных дихотомически разветвленных ветвей. Стенка спорангия имела толщину в несколько слоев клеток (эуспорангиатный тип) и при созревании растрескивалась на широком конце. При этом эпидермальные клетки спорангиев имели утолщения и по направлению к верхушке становились крупнее, но на месте разрыва были мелкими, что обеспечивало вскрывание спорангия.

Таким образом, среди псилофитовых уже имело место усложнение в строении спорангиев начиная от наиболее примитивных спорангиев риниевых, не имевших никаких приспособлений для растрескивания, и кончая спорангиями астероксилон с дифференциацией эпидермальных клеток, что обеспечивало их вскрывание.

Споры у всех псилофитовых в спорангиях были соединены в тетрады; это свидетельствует, что при спорообразовании происходило редукционное деление.

В заключение заметим, что среди псилофитовых наряду с крайне примитивными формами имелись уже и довольно специализированные по ряду признаков. Возникли вторичные водные формы, например *Zosterophyllum rhenanum*, *Taeniostrada descheniana*. Был широко распространен симбиоз с грибами. От примитивной протостели существовал переход к актиностели и к сифностели. В ксилеме трахеиды были представлены не только кольчатыми и спиральными формами, но также и лестничными, и даже встречались трахеиды с округлыми окаймленными порами.

Хотя расположение спорангиев у большинства псилофитовых было верхушечное, однако у некоторых форм намечался переход их в боковое положение, а у рода *Bucheria* этот переход уже осуществился.

Эти данные показывают, что псилофитовые успешно эволюционировали и их эволюция в конечном итоге привела к возникновению всех других типов папоротникообразных. Так, от типа ринии намечается переход к папоротниковидным, от типа псилофитон — к клинолистовидным и от типа астероксилон — к плауновидным.

Как уже упоминалось, переходных форм к псилофитовым от водорослевого предка мы не знаем. Однако водорослевый облик многих ископаемых форм псилофитовых свидетельствует о том, что начало им дали водоросли, возможно, бурые, хотя, конечно, не исключена возможность, что их предками были водоросли зеленые.

Псилотовидные — небольшие растения, лишенные корней и обладающие рядом признаков, сближающих их с псилофитами. К этому типу принадлежит лишь один порядок (*Psilotales*), представленный двумя родами: *Psilotum* (псилот) и *Tmesipteris* (тмезиптер). Растения эти распространены в тропических и субтропических странах. В ископаемом состоянии они не известны, но полагают, что возникли они еще в девоне.

Особый интерес с филогенетической точки зрения у псилотовых представляют гаметофиты. Долгое время они не были известны и лишь в 1917 году были открыты Дарнел-Смисом у псилота и Лоусоном у тмезиптера. При дальнейшем изучении псилотовых Холлоуэем стало известно, что их гаметофиты подземные, микотрофные, обоеполые, цилиндрические, вильчато ветвящиеся. В антеридиях развиваются спиральные многожгутиковые сперматозоиды, а архегонии обладают короткими шейками с двумя шейковыми канальцевыми клетками. Устьица на гаметофитах отсутствуют.

Особенно важным фактом является сходство гаметофазы псилотовых с их же спорофазой в молодом возрасте, а также со спорофазой антоцеротов и псилофитов (например, ринии). Оно может свидетельствовать о том, что исходный водорослевый тип, от которого произошли высшие растения, имел изоморфное чередование полового и бесполого поколений, что служит основанием для многих систематиков (Козо-Полянский, Мейер и др.) поддерживать гипотезу монофилетического происхождения высших растений от водорослевого предка с гомоморфной сменой гаметофазы и спорофазы.

Положение псилотовых в системе до сих пор твердо не установлено. С одной стороны, их сближали с *Lycopsida*, с другой — с *Sphenopsida*. Чаще всего псилотовых считали особенно близкими с *Lycorodiaceae*. Однако подобное сближение недостаточно обоснованно, поскольку псилотовые в отличие от плаунов лишены корней, листовые органы их теломного происхождения, спорангии срослись в синангии и имеют иное расположение, антеридии поверхностные (не погруженные в ткань гаметофита), сперматозоиды многожгутиковые (а не двужгутиковые, как у плаунов) и иного строения.

Достаточно резко отличаются псилотовые и от *Sphenopsida*, не обладая членистым строением, мутовчатым листорасположением и наличием синангиев. Все же известная близость со *Sphenopsida* несомненна, так как и у наиболее низко организованных *Sphenopsida* членистость и мутовчатое листорасположение лишь намечаются (гиениевые). Это дает основание Б. М. Козо-Полянскому называть псилотовые «нечленистыми *Sphenopsida*».

Наиболее близкие отношения псилотовые имеют с псилофитовыми (отсутствие корней, примитивное стелярное строение, листья теломной природы, сходство в строении устьиц и др.).

Некоторое сходство есть у псилотовых и с Pteropsida, в частности гаметофит псилотовых сходен с гаметофитами уховниковых (Ophioglossales).

Неопределенность систематического положения псилотовых, черты сходства со всеми другими папоротникообразными (Lycopsida, Sphenopsida, Pteropsida, Psilophytopsida) находят свое объяснение, как пишет Козо-Полянский (1965), в том, что группа псилоотовидных стоит близко к самому началу родословия высших растений, когда только началось расхождение признаков в соответствии с эволюцией в разных направлениях.

Многие ботаники считают, что псилоотовидные являются прямыми потомками псилофитов.

ПЛАУНОВИДНЫЕ (LYCOPSIDA)

Плауновидные начинают собой микрофильную линию эволюции высших растений. Их листья произошли от энациев типа *Asteroxylon*.

Как уже упоминалось, линия развития плауновидных получила свое начало от псилофита типа *Asteroxylon*, причем связующим звеном между псилофитами и плауновидными служат древнейшие высшие растения *Baragwanathia* из силура и *Drepanophycus* из нижнего девона. Растения эти еще весьма близки к псилофитам, но имеют сходство и с плауновидными, к которым их обычно и относят.

Барагванатия — травянистое растение высотой до 1 м, стебли ее дихотомически ветвились и имели актиностелическое строение, а хвоевидные листья, располагавшиеся на стебле без особого порядка, достигали в длину 4 см.

Дрепанофикус имел облик плауна. Стебли его достигали 70 см, дихотомически ветвились, а игловидные листья были сходны с энациями астероксилон.

У барагванатии спорангии располагались на стебле между листьями, а не на концах ветвей, как у псилофитов. У дрепанофикуса спорангии уже переместились на верхнюю поверхность листьев.

Таким образом, в типе плауновидных в течение эволюции совершилось перемещение спорангиев с концов спороносных теломов на стебель, где они сначала располагались вперемежку со стерильными листьями, затем в пазухи листьев и наконец на верхнюю поверхность листьев. Такое перемещение спорангиев из верхушечного положения в боковое уже намети-

лось у силурийско-девонских псилофитов *Zosterophyllum* и *Bucheria*. У плауновидного *Protolepidodendron*, известного из нижнего и среднего девона, спорангии располагались на верхней стороне спорофиллов. Последние у протолепидодендровых не отличались от вегетативных листьев, чередуясь с ними и оставляя наравне с ними на стебле при опадении «подушечки», чем напоминали лепидодендровых.

Плауновидные — типичные листостебельные растения, обладающие корнями и характеризующиеся микрофиллией. Листья их возникли из энациев псилофитов типа астероксилон.

Порядок плауновые (*Lycopodiales*) представлен двумя родами — *Lycopodium* и *Phylloglossum*, входящими в состав единственного семейства этого порядка *Lycopodiaceae*. Они известны с верхнего девона и существуют и в наше время. Спорофиты плауновых — многолетние травянистые растения, вечнозеленые, без вторичного утолщения. Растения равноспоровые.

У плауновых различают два типа гаметофаз:

1. Гаметофазы целиком подземные, бесцветные, микотрофные, кубаревидной формы, до 1—2 см в диаметре, развивающиеся в течение 6—15 лет и после оплодотворения архегониев живущие несколько сезонов, питая развивающийся спорофит. Характерны архегонии с длинными шейками и многими шейковыми канальцевыми клетками.

2. Гаметофазы полуподземные, причем надземная часть разрастается до 2—3 см и приобретает зеленую окраску. Они недолговечны, существуя лишь один сезон. Архегонии с короткими шейками, содержащими 3—4 канальцевые клетки (в нашей флоре этот тип гаметофазы присущ лишь одному виду плауна — *Lycopodium inundatum*).

Уже в верхнем девоне существовал род *Lycopodites*, близкий к современному плауну *Lycopodium*.

Другой вид плауновых *Phylloglossum* представлен лишь одним видом *Phylloglossum drumondii*, морфологически близким к плауну. Это — маленькое травянистое растение, имеющее некоторое сходство с представителями рода *Isoetes*.

Плауновые относятся к числу наиболее примитивных современных высших растений. Примитивность их выражается в дихотомическом ветвлении, эуспорангиатности, равноспоровости, наличии у многих представителей протостели, радиальной симметрии гаметофитов, двужгутиковости сперматозоидов, длинношейковости архегониев и наличии многих шейковых канальцевых клеток в шейках архегониев.

Порядок селягинелловые (*Selaginellales*) включает в себя два семейства: одно современное — *Selaginellaceae*, другое ископаемое (из карбона) — *Miadesmiaceae*. К первому

принадлежит карбоновый (ископаемый) род *Selaginellites* и современный род *Selaginella*, известный также из карбона.

Селягинелловые — растения травянистые, большей частью многолетние. Листья их в отличие от плауновых лигулятные, т. е. несут на себе придаток в виде язычка (*ligula*). Характерный признак селягинелловых — наличие у них корненошцев, или ризофоров (корневых подставок, лишенных листьев, возникших, вероятно, из ризомоидов). Корни у селягинелл все придаточные, возникающие на нижней стороне стебля и на верхушках ризофоров.

Спорофиты селягинелловых разнospоровые, сперматозоиды двужгутиковые. Стеллярная организация селягинелл варьирует от протостели до полициклической сифоностели.

Спорофиллы у селягинелловых собраны на концах ветвей в «обоеполые» колоски, построены из микро- и макроспорофиллов, на верхней поверхности которых возникают соответственно микро- и макроспорангии. Спорофиллы внешне сходны с вегетативными листьями и также несут при своем основании язычок.

В микроспорангиях развивается большое число микроспор, в макроспорангиях — обычно 4 макроспоры (но иногда 8, 12, 24 и даже 40; часто же 3, 2 и даже лишь 1 достигают зрелости).

Разнospоровость имеет своим последствием возникновение раздельнополых гаметофитов. Мужской гаметофит, развивающийся из микроспоры, у селягинеллы сильно редуцирован. При первом делении ядра микроспоры образуется маленькая проталлиальная (ризоидальная) клеточка и более крупная, антеридиальная, дающая начало единственному антеридию. Последний состоит из клеток стенки и нескольких спермагенных клеток, из которых развиваются путем деления в большом количестве двужгутиковые сперматозоиды.

Мегаспора, прорастая, образует женский гаметофит. У большинства видов селягинеллы макроспоры выпадают из макроспорангия, и развитие женского заростка (гаметофита) происходит на земле. Ядро макроспоры многократно делится, между дочерними ядрами появляются перегородки, и таким образом возникает многоклеточный заросток, не покидающий макроспору. В верхней части заростка образуются архегонии, обычно в числе 3—4, с короткими шейками, содержащими 1—3 шейковые канальцевые клетки. Так как в верхней части макроспоры происходит энергичное деление клеток, стенка макроспоры лопается, и заросток своей верхней частью выдвигается за пределы оболочки макроспоры, наружу, где зеленеет и приобретает способность к самостоятельному питанию, черпая питательные вещества из почвы через образующиеся ризоиды и синтезируя их в процессе фотосинтеза.

Яйцеклетки архегониев во время дождя или росы оплодотворяются сперматозоидами и дают начало спорофиту.

У некоторых видов селягинеллы, например у *Selaginella arus*, *S. rupestris*, развитие женского гаметофита и оплодотворение происходят внутри макроспорангия, когда последний находится еще на спорофите; затем макроспорангий опадает на землю, где в нем внутри макроспоры развивается зародыш. Подобные виды селягинеллы можно рассматривать в качестве предсемеизачатковых (Тахтаджян, 1956).

Семейство миадесмиевых (*Miadesmiaceae*), представленное лишь одним ископаемым (из карбона) родом *Miadesmia*, морфологически было сходно с селягинеллой. Мегаспорангии этого растения содержали лишь по одной мегаспоре, в которой развивался, заполняя ее полностью, женский гаметофит. Споролист при этом заворачивался вокруг мегаспорангия, образуя нечто подобное семезачатку. Завернувшийся вокруг мегаспорангия споролистик, конечно, не имеет ничего общего с интегументом подлинных семезачатков. Поэтому выделение в самостоятельный порядок миадесмиевых как семенных, под наименованием *Lepidospermales*, не имеет достаточных оснований.

Порядок *Selaginellales* имеет общее происхождение с остальными разноспоровыми и язычковыми *Lycopsidea*. Все они возникли от типа барагванатиевых, но в то время как остальные разноспоровые плауновидные очень рано превратились в древесные формы, *Selaginellales* оставались до наших дней травянистыми растениями.

Порядок лепидодендровые (*Lepidodendrales*) — вымершая группа растений. Впервые они появляются в девоне, но расцвета достигают в карбоне, к концу которого большинство их вымирает, только отдельные формы дожили до нижней перми, а род *Pleurogomeia* исчез лишь в триасе.

Все лепидодендровые были растениями разноспоровыми и в большинстве имели древовидный облик, отличаясь способностью ко вторичному утолщению. Представители этого порядка нередко достигали гигантских размеров и несли на себе обычно в очередном расположении относительно большие листья, снабженные у основания язычком. От основания каждого ствола отходили в разные стороны по четыре горизонтальных ризофора, получивших название стигмарий. Эти образования — гомологи ризофоров селягинеллы. Подобно последним, они возникли из ризомоидов псилофитовых предков.

Стебель лепидодендровых была еще очень примитивной и имела форму либо протостели, либо сифоностели.

В порядок лепидодендровых входило 5—6 семейств, важнейшие из которых *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Pleurogomeiaceae*.

Основными родами семейства *Lepidodendraceae* были *Lepidodendron* и *Lepidofloios*. Представители их — крупные деревья, достигавшие в высоту 40—45 м. Стволы их многократно дихотомически ветвились в верхней части, а конечные тонкие веточки кроны несли на себе линейные или шиловидные листья длиной от 1 до 50 см.

На концах верхних разветвлений ствола развивались колоски, имевшие в длину от 2,5 до 30 см и в диаметре 1—2 см. К оси колоска прикреплялись спирально расположенные спорофиллы. На верхней стороне спорофиллов, прикрепляясь к ним своей нижней поверхностью, находились микро- и макроспорангии. Спорофиллы, как и вегетативные листья, несли при своем основании на верхней поверхности язычок. У одних видов колоски были двуполые, у других — однополые.

В микроспорангиях развивались многочисленные микроспоры, в макроспорангиях — от 8 до 16, иногда лишь 4 макроспоры, из которых созревала лишь 1, а остальные 3 дегенерировали. Макроспора прорастала в женский заросток, находясь еще внутри макроспорангия. Он был многоклеточным и имел сходство с женским гаметофитом селягинеллы и изоза. В верхней его части развивались архегонии.

К *Lepidodendraceae* примыкает семейство *Lepidosauraceae* с одним родом *Lepidosaurus*, известным лишь из карбона Великобритании и США. По вегетативной структуре лепидокарпон напоминает лепидодендрон. В каждой мегаспорангии лепидокарпона развивалось по 4 мегаспоры, но лишь одна из них достигала зрелости. Развитие женского гаметофита происходило внутри мегаспорангия, заполнявшего всю его полость. Сам мегаспорангий с заключенным в нем женским гаметофитом к этому времени оказывался окруженным боковыми выростами, исходившими из основания спорофилла. Эти выросты образовывали нечто подобное интегументу и имели узкое щелевидное отверстие — аналог микропиле. Все это образование было аналогично семезачатку и, подобно последнему, отпадало от материнского растения как одно целое. В верхней части женского гаметофита развивались архегонии. Таким образом, лепидокарпон производил нечто подобное семенам, и в силу этого некоторые систематики выделяют его (вместе с миадесмией) в особый порядок *Lepidospermales* — семенных плауновидных. Зародыша в «семенах» лепидокарпона, как и в «семенах» миадесмии, однако, не было найдено.

Семейство сигилляриевых (*Sigillariaceae*) представлено главным родом *Sigillaria*. Сигиллярии были крупными деревьями с высокими и прямыми стволами, достигавшими в высоту до 30 м. Узкие и длинные листья их, опадая, оставляли на стебле невысокие листовые подушечки, или же листовый рубец располагался прямо на коре. Сигиллярии, как и лепидо-

дендроны, были растениями разнospоровыми. Появились они несколько позднее, чем лепидодендровые, но дожили до верхней перми (лепидодендровые вымерли уже в конце карбона).

Колоски сигиллярий достигали в длину 15—20 см и были однополыми. При созревании весь спорофилл с прикрепленным к нему спорангием опадал как целое.

Семейство плеуромеевых (*Pleuromeiaceae*) было представлено лишь одним родом *Pleuromeia*, известным из нижнего и среднего триаса. Растение это напоминало в уменьшенном виде сигиллярию и обладало прямостоячим стволом около 1 м высотой при диаметре около 10 см. Внизу стебель переходил в массивный четырехлопастной ризофор (иногда 6—8-лопастной), как у современного рода *Isoetes* (см. ниже). С нижней стороны ризофора отходили многочисленные тонкие корни, по строению и расположению сходные с корнями изоэта, лепидодендровых и сигилляриевых. Верхняя часть ствола плеуромеи была покрыта толстыми линейноланцетными листьями около 10 см длины, ствол заканчивался стробилом (колоском) довольно крупного размера, по-видимому, обоеполым. Стробил состоял из оси, покрытой чешуевидными спорофиллами длиной до 2,5 см. Спорангии были крупными и по строению сходными с таковыми у лепидодендровых и изоэта.

Листья плеуромеи, опадая, оставляли на стволе рубцы, сходные очертанием с рубцами сигиллярий. Плеуромеевые, как и другие представители порядка лепидодендровых, обладали способностью ко вторичному росту стебля и несли на себе язычковые листья.

Вышеизложенное показывает, что плеуромеевые были близко родственны сигилляриевым и в сущности представляли собой редуцированные сигиллярии. С другой стороны, плеуромеевые близки к современным и ископаемым представителям порядка *Isoetales*.

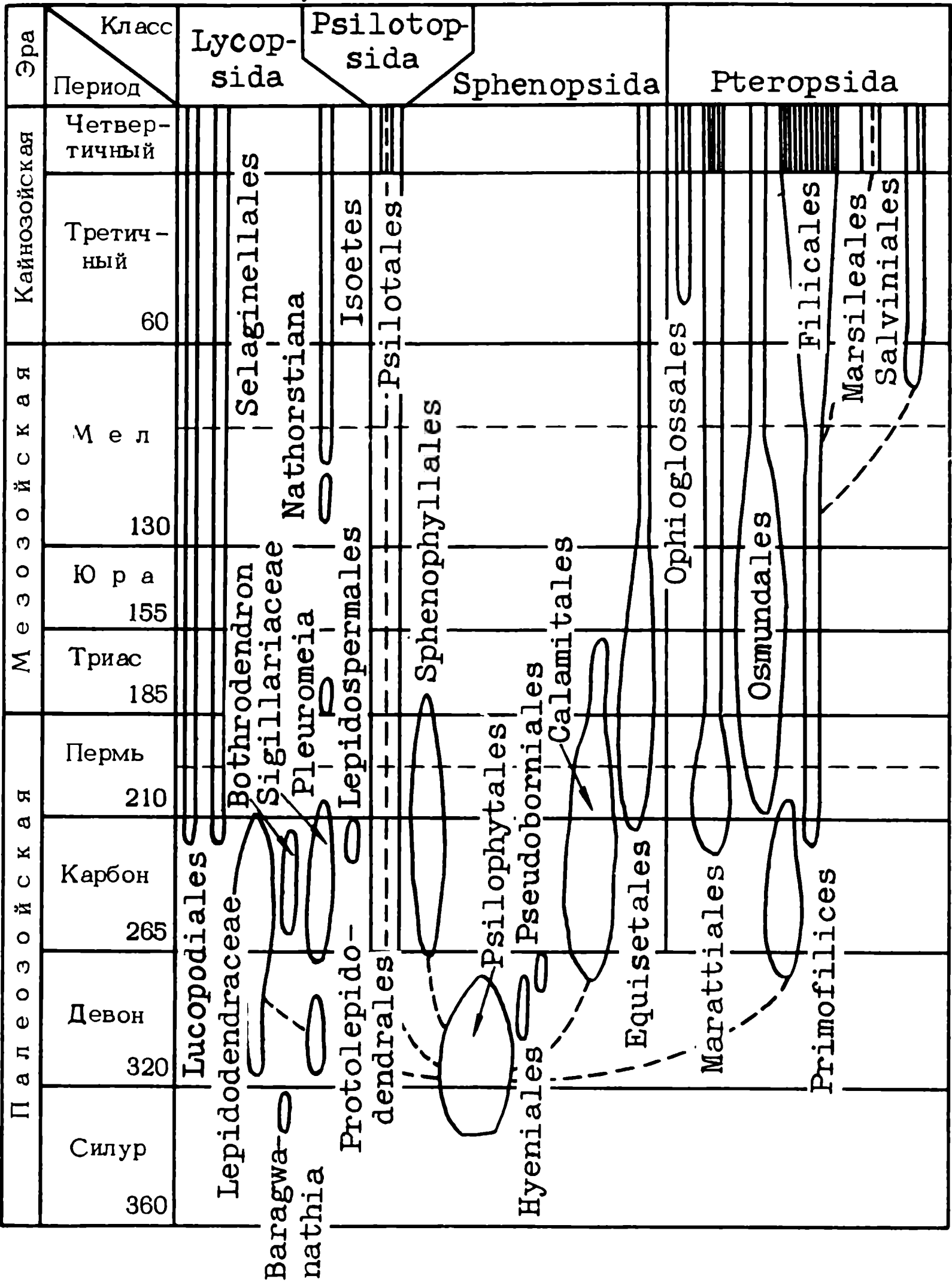
Порядок **и з о э т о в ы е** (*Isoetales*) представлен растениями травянистыми, но сохранившими некоторую способность ко вторичному росту. Листья у изоэтовых язычковые. Корни развиваются на очень упрощенных и редуцированных ризофорах, подобных ризофорам плеуромеи. Изоэтовые — растения разнospоровые. По строению спорангиев они напоминают лепидодендровые, а по расположению их на спорофиллах сходны с плеуромеей.

Изоэтовые (полушниковые, шильниковые) представлены одним семейством с двумя родами — наиболее древним и примитивным ископаемым нижнемеловым родом *Nathorstiana* и современным, также известным из нижнего мела родом *Isoetes*.

Натгорстиана была небольшим растением около 12 см высоты. Внешне походила на плеуромею и на изоэта. Прямосто-

ячий стебель натгорстианы был тесно покрыт линейными листьями, расположенными спирально, причем верхние из них были спорофиллами. Нижняя часть растения была представлена короткими лопастевидными мясистыми ветвями ри-

Таблица 4. Развитие папоротникообразных (Pteridophyta).



зофора, который в общем напоминал ризофор плеуромен; от ризофора отходили корни. Таким образом, Nathorstiana во многом похожа на плеуромею и в своем происхождении свя-

зана с последней, возникнув, вероятно, в результате редукции какой-то вымершей формы типа плеуромей.

Наиболее древним представителем рода изоэта был ископаемый вид *Isoetes choffatii* из нижнего мела Португалии. Он представлял собой как бы промежуточное звено между изоэтом современным и родом натгорстиана.

У нас в северной и средней Европейской части СССР в озерах под водой произрастают два вида изоэта — *Isoetes lacustris* и *I. echinospora*, многие же виды в Америке растут как земноводные растения на болотах и на сырых песках.

Стебель изоэта луковицеобразный, 8—25 см высоты, к основанию становится двух- или трехлопастным, что соответствует ризофору. Между его лопастями возникают многочисленные дихотомически ветвящиеся корни. Выше на стебле расположены в нижней части расширенные, в верхней части шиловидно заостренные листья. Во внутреннем строении стебля ясно видна цилиндрическая протостель, окруженная широким кольцом коры. В паренхиме, окружающей стель, имеется прослойка меристемы, соответствующая камбию. В ризофоре также имеется меристема типа камбия.

Наружные листья изоэта на внутренней стороне своего расширенного основания в небольшой ямке несут макроспорангии (по одному), которые прикрепляются ко дну ямки при помощи короткой ножки. По краю ямки разрастается ткань в виде пленчатого образования, нависающего над спорангием в виде защитного покрывала (индузий). Над ямкой расположен язычок.

За макроспорофиллами по направлению внутрь следуют такого же строения микроспорофиллы, несущие в ямке по одному микроспорангию. Самые внутренние листья спорангиев не несут и являются вегетативными. Перезимовав, наружные из них превращаются в макроспорофиллы, а внутренние — в микроспорофиллы. Выше последних по стеблю развиваются вновь листья вегетативные, и так повторяется из года в год.

Микроспоры прорастают в сильно редуцированные мужские гаметофиты, каждый из которых состоит из одной проталлиальной клетки, двух спермагенных и четырех клеток стенки антеридия, причем каждая из двух спермагенных клеток развивает по одному многожгутиковому сперматозоиду. Последний признак отличает изоэтовые от всех других плауновидных, производящих сперматозоиды двужгутиковые.

Многожгутиковость сперматозоидов изоэтовых до известной степени связывает плауновидные с другими более высокоорганизованными папоротникообразными и, может быть, даже с такими голосеменными, как саговники и гинкговые, для которых типичны многожгутиковые сперматозоиды (Козо-Полянский, 1965).

Макроспора при прорастании образует многоклеточный женский гаметофит, остающийся внутри макроспоры. На верхнем конце его возникает несколько архегониев с короткими шейками.

Как мужской, так и женский гаметофит у изоэтов напоминает по своему развитию гаметофиты селягинеллы, но спорофазы изоэтов, конечно, совершенно иные, чем у селягинелловых.

Зародыш изоэта состоит из ножки, стебелька, листочка и корня. Характерная особенность зародыша изоэта — отсутствие у него подвеска.

Полушник (*Isoetes*) представляет собой как бы уменьшенный и сильно упрощенный лепидодендрон. Упрощение связано с превращением дерева в травянистое растение. Способность у изоэтов ко вторичному утолщению в столь небольшом растении — «явно остаточное явление» (Козо-Полянский, 1965), единственный случай среди современных плауновидных.

Таким образом, порядок изоэтовых по своему происхождению связывается, с одной стороны, с селягинелловыми, а с другой — с лепидодендровыми. Полушник — потомок лепидодендронов, связанный с ними переходными формами, такими как *Pleuromeia* и *Nathorstiana*. Случаи развития у *Isoetes* мелких и крупных спор в одном и том же спорангии являются следом происхождения разнospоровости от равноспоровости.

КЛИНОЛИСТОВИДНЫЕ, ИЛИ ЧЛЕНИСТЫЕ (SPHENOPSIDA, SEU ARTICULATA)

Для представителей этого типа характерно расчленение стебля на узлы и междоузлия и мутовчатое листорасположение. Хотя, как правило, листья клинолистовидных мелкие, однако происхождение их иное, чем у плауновидных. У последних они представляют поверхностные выросты оси, а у клинолистовидных они теломного происхождения. В настоящее время клинолистовидные имеют лишь один род — *Equisetum* (хвощ).

Современные хвощи — травянистые растения, древние же, вымершие формы были растениями деревянистыми и многие достигали весьма крупных размеров.

В своем происхождении клинолистовидные связаны с псилофитами типа *Psilophyton*.

Эволюция клинолистовидных началась с весьма примитивной девонской группы гиениевых (*Hyeniales*) и далее пошла в трех направлениях: в одну сторону от гиениевых развилась короткая боковая ветвь *Pseudoborniales*, в другую — представители порядка *Sphenophyllales*, но главной линией эволюции явились хвощевые — *Equisetales*.

Порядок гиениевые (*Hyeniales*) — самая древняя и наиболее примитивная группа членистостебельных растений, вымершая, известная в ископаемом состоянии из нижнего и среднего девона.

В состав порядка входят два семейства — *Hyeniaceae* и *Calamophytaceae*. У представителей первого семейства членистость побегов почти не выражена. Спорофиллы были собраны в мутовки и образовывали рыхлые колоски (плотных и обособленных колосков еще не было). Спорофиллы на верхушке ветвились дихотомически, и на каждом разветвлении помещалось по 2—3 свешивавшихся спорангия.

Наиболее изученный вид — *Hyenia elegans*. Вегетативные листья у него по 3—4 в мутовке, многократно вильчаторассеченные на линейные сегменты (10—25 мм длины при 1 мм ширины). Стебли полые, с сифоностелью.

В качестве представителя семейства каламофитовых можно назвать вид *Calamophyton primaevum*. Своей внешностью он походил на гиению, но членистость его побегов была довольно четкой. Листья были однажды дихотомированы и собраны по 2 в мутовках. Стебли с протостелью. Мувки спорофиллов, как и у гиении, были собраны в рыхлые колоски. Спорангиеносцы простовильчатые и на разветвлениях несли по 2 спорангия.

По характеру ветвления и гиения, и каламофитон были сходны с псилофитом *Pseudosporochnus*, морфологически же имели много общего с псилофитом *Psilophyton princeps*, у которого спорангии, как и у каламофитона, располагались на концах загнутых назад теломов.

Порядок *Hyeniales* служит промежуточным звеном между псилофитами и типичными *Sphenopsida*.

От гиениевых, как указано выше, отошла короткая боковая ветвь в виде порядка *Pseudoborniales*. Известен лишь один вид — псевдоборния медвежья (*Pseudobornia ursina*), вымершее растение из верхнего девона. Оно имело ясночленистые стебли, мутовчатое расположение листьев (по 4 в мутовке), причем каждый лист несколько раз дихотомически ветвился. Колоски были длинными и узкими и состояли из мутовок спорофиллов, на нижней стороне которых развивались спорангии.

Порядок клинолистные (*Sphenophyllales*) включает вымершие растения, появившиеся в верхнем девоне и исчезнувшие в триасе. Расцвет клинолистных был в верхнем карбоне и нижней перми.

Клинолистные были растениями лазящими. Стебли их обладали вторичным ростом. Иногда шиповатые, актиностелические, они достигали метра длины и имели ребристую поверхность, переходящую из одного междоузлия в другое (отличие

от хвощей, у которых ребрышки чередуются в соседних междоузлиях).

Корни клинолистных по своему строению были сходны со стеблями и также были способны к вторичному утолщению.

Листья сидели на стеблях мутовками по 6 или 9 (иногда по 3 или 18), причем мутовки соседних междоузлий несли листья, располагавшиеся друг над другом. Очертание листьев было клиновидное, а сами листья у некоторых видов были цельные, по краю зубчатые, с дихотомическим жилкованием, у других — дихотомически разделенные на более или менее узкие дольки.

Спорангии у некоторых клинолистов развивались в пазухах вегетативных листьев, у других (у большинства видов рода *Sphenophyllum*) на верхушке веточек возникали спороносные колоски до 10 см длины при поперечнике в 1—1,5 см. На оси колоска мутовками располагались спорофиллы, каждый из которых состоял из нижней бесплодной и верхней спороносной частей. Степень развития этих частей спорофилла и форма их у разных видов *Sphenophyllum* были разнообразны.

Большинство клинолистов были растения равноспоровые, но некоторые несли в своих спороносных органах спорангии и споры двух размеров, т. е. были разноспоровыми (*Sphenophyllum delectus*). У этого вида микроспоры имели размер около 80 мк, а макроспоры — около 800, и число последних было небольшим, по-видимому, 16.

Порядок хвощевые (*Equisetales*) включает несколько семейств, в частности *Asterocalamitaceae*, *Calamitaceae*, *Equisetaceae*.

Представители астерокаламитовых жили от верхнего девона до нижнего карбона. Это были почти древовидные растения. Стебли у них были ребристыми, а листья и ребра (в отличие от каламитов и хвощей) не чередовались между собой в последовательных междоузлиях. Ребра продолжались из одного междоузлия в другой, соседний, а листья в мутовках соседних междоузлий находились друг над другом.

Род *Asterocalamites* имел довольно крупные листья (длиной до 5 см и более), несколько раз дихотомически разветвленные. Спорофиллы были щитковидные, по 8—10 в мутовке, причем на каждом спорофилле сидело по четыре висячих спорангия.

Астерокаламиты отличались рядом весьма примитивных признаков и были связаны происхождением с гиениевыми. С другой стороны, род *Asterocalamites* (нижний карбон) наиболее близок к клинолистным, для которых, как и для астерокаламитов, типично прямое продолжение ребрышек стебля из междоузлия в междоузлие и расположение листьев в соседних мутовках одни над другими.

Каламитовые впервые появляются в нижнем карбоне, наибольшего развития достигают в среднем карбоне и вымирают в юрском и пермском периодах, лишь немногие дожили до конца триаса.

Растения этого семейства были крупными деревьями облика хвощей в высоту до 30 м. Стебли их были членистыми и ребристыми, причем ребра соседних междоузлий чаще чередовались. Цельные, линейные листья были собраны в мутовки по 8—13 свободных или сросшихся между собой пластинок. Они выполняли функцию фотосинтеза. Наличие камбия определяло рост стеблей в толщину. Корни имели строение, сходное со строением стебля, и также обладали вторичным ростом.

Спороносные колоски довольно разнообразны, но в общем были щитковидными, как у современного рода *Equisetum*. В колосках *Calamostachys* мутовки спорофиллов чередовались с мутовками бесплодных листьев, а у *Palaeostachys* спорангии располагались в пазухе бесплодного листа по одному.

Среди каламитов были и разноспоровые, и равноспоровые представители.

Каламиты являются прямыми потомками гиениевых типа каламофитона. Связующим звеном между клинолистными (*Sphenophyllales*) и хвощевыми (*Equisetales*) были *Protocalamites* — вымершие растения из нижнего карбона.

Семейство хвощевые (*Equisetaceae*) — последний отпрыск некогда процветавших членистостебельных. Представители семейства хвощевых появляются лишь в верхнем карбоне, причем с карбона и до мелового периода известны роды *Equisetites*, *Schizoneura*, *Phyllothesa*, а с мелового периода становятся известными виды современного рода *Equisetum*. Многие мезозойские *Equisetites* неотличимы от *Equisetum*, из чего можно заключить, что род *Equisetum*, вероятно, имеет более древнее происхождение, чем ему приписывается.

Современные хвощи насчитывают 32 вида, в СССР — 12. Это в основном небольшие травянистые растения, до 50—100 см высоты, но имеются и рослые виды, например тропический южно-американский *Equisetum giganteum* высотой до 12 м (лазающее растение). Есть и высокие хвощи с толстым стеблем, таков, например, мексиканский *Equisetum schaffneri*, который при высоте в 2 м имеет толщину стебля около 10 см.

Хвощи, будучи во многом сходны с каламитами, возникли в результате редукции последних. Современный хвощ — своего рода миниатюрная травяная копия могущественных древовидных каламитов — отличается от них не только своими размерами, но и отсутствием способности к вторичному утолщению (нет камбия).

Спороносные колоски у хвощей возникают по одному на верхушке главного стебля, а иногда и боковых ветвей.

У большинства видов побег, несущий колосок, зеленый, ассимилирующий. Однако у полевого хвоща образуются побеги двух родов. Весной от корневища вырастает спороносный побег, неветвящийся и неассимилирующий, а позднее от того же корневища после спороношения колоска и отмирания спороносного побега развиваются новые, зеленые, сильно ветвящиеся, ассимилирующие побеги.

Колосок хвоща состоит из оси, на которой мутовчато расположены спорофиллы. Последние имеют ножку с прикрепленным к ней щитовидным диском, на нижней стороне которого сидят мешковидные спорангии (5—13).

Хвощи — растения морфологически равноспоровые: в спорангиях развиваются одинаковые споры. Однако в детально изученных циклах около 50% спор дают чисто мужские гаметофиты, а 50% таких же по размеру спор — обоеполые гаметофиты. Причем на последних сначала развиваются только архегонии: если же не произойдет оплодотворения, дополнительно развиваются антеридии, обеспечивающие этот процесс. По другим данным, гаметофазы с антеридиями возникают в условиях худшего питания, а женские — в условиях питания более обильного. Этот «морфологический гетероталлизм» (Козо-Полянский, 1965) можно рассматривать как отголосок морфологической разноспоровости предков хвощей.

В антеридиях развивается свыше 200 многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии обладают короткими шейками, в которых размещаются одна или две шейковые канальцевые клетки. В брюшке архегония развиваются яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка.

Гаметофиты подушковидные, вверху с крупными лопастными выростами, надземные, ассимилирующие (зеленые).

ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ (PTEROPSIDA)

Предками папоротниковидных являются псилофиты типа риниевых (Rhyniaceae).

В отличие от хвощевых и плауновидных, характеризующихся микрофиллией, папоротниковидные обладают крупными, обычно многократно расчлененными, реже цельными листьями. Последние образовались путем срастания и уплощения теломов и их групп (крупных ветвей). Листья современных папоротников нарастают своей верхушкой подобно стеблю, что свидетельствует об их осевом происхождении. При отходе проводящей системы листа от стели стебля в ней образуется листовая прорыв, во многих случаях подобный веточным прорывам. Листовых прорывов нет ни у хвощевых, ни у плауновидных, и этим признаком папоротниковидные отличаются от последних.

Происхождение листьев папоротников из ветвей доказывалось сравнением наиболее примитивных их представителей с псилофитовыми. У наиболее примитивных девонских папоротников листья еще очень напоминают дихотомическое ветвление псилофитовых, причем у таких псилофитов, как *Pseudosporogochnus*, *Psilophyton*, уже заметна тенденция в сторону развития примитивных листьев. Отсюда делается вывод, что листья папоротников произошли из ветвей псилофитовых предков в результате их уплощения. Первоначально радиально симметричная ветвь или целая система ветвей становилась «плосковеткой» — происходил процесс кладодификации, причем уплощение вело к дифференциации верхней и нижней поверхности, и лист получил дорсивентральное строение.

Стебли древнейших папоротников мало отличались от стеблей псилофитов и имели протостелическую проводящую систему. Вообще же стебли папоротников очень разнообразны. У большинства стебель слабо развитый, нередко представленный корневищем, скрытым в земле. Имеется, однако, ряд папоротников с прямостоячим стеблем, причем среди таких форм есть и древовидные. Поскольку простейшим ископаемым папоротникам были свойственны стебли полудревесного прямостоячего типа, последние являются исходными для папоротниковидных. От них произошли как древовидные, так и травянистые формы папоротников.

Наиболее примитивные папоротниковидные имели проводящую систему в виде протостели. При дальнейшей эволюции стель папоротников усложнялась, и у разных их групп возникли и разные типы стелей — сифоностель, диктиостель, полициклия, эустель.

У папоротников появляется новый орган, отсутствовавший у псилофитов, — корень. Последний произошел в результате видоизменения подземных ризоидов псилофитовых предков.

У наиболее древних, примитивных папоротников спорангии были одиночными и располагались, как и у псилофитов, на верхушках ветвей, на концах сегментов листа или же прикреплялись к краям листовой пластинки. Отсюда у эволюционно более продвинутых папоротников спорангии переместились на нижнюю сторону листовой пластинки. Постепенно спорангии сгруппировались в сорусы. Последние сначала не имели защитного покрова, но затем образовался так называемый индузий, характерный для эволюционно наиболее продвинутых папоротников.

У примитивных папоротников каждый спорангий возникает из группы поверхностных или субэпидермальных клеток листа. Это — эуспорангиатный тип развития спорангиев. У эволюционно более продвинутых папоротников каждый спорангий

происходит лишь из одной клетки. Такой способ развития спорангиев носит название лептоспорангиатного.

У эуспорангиатных папоротников стенки спорангий многослойные, у лептоспорангиатных они образованы лишь одним слоем клеток.

У наиболее примитивных папоротников спорангии еще не имеют особого механизма для вскрывания и открываются посредством верхушечной поры. В процессе эволюции в спорангии развиваются клетки с неравномерно утолщенными стенками, которые, отличаясь гигроскопичностью, при подсыхании разрываются и тем обеспечивают вскрывание спорангия для освобождения образовавшихся спор. Такие клетки могут располагаться или в виде боковой группы близ верхушки спорангия или же в форме кольца. Первичные палеозойские папоротники обладали многорядными вертикально расположенными кольцами, которые считаются наиболее примитивными. В течение эволюции кольцо стало однорядным, сначала поперечным, а затем вертикальным по отношению к продольной оси спорангия. Так, у *Gleicheniaceae* образуется полное поперечное кольцо. В процессе эволюции кольцо постепенно начинает принимать косое положение, как, например, у *Hymenophyllaceae*, и наконец вертикальное. При этом кольцо становится неполным, и в нем выделяется несколько тонкостенных клеток, образующих так называемый стомий. Последний является тем местом в кольце, где происходит разрыв стенки спорангия.

Большинство папоротниковидных — растения равноспоровые. Только немногие группы характеризуются разноспоровостью.

Гаметофиты равноспоровых папоротников либо зеленые, обычно маленькие, разные по форме, питающиеся самостоятельно; либо лишенные хлорофилла, развивающиеся под землей, микотрофные (например, у уховниковых).

Заростки (гаметофиты) разноспоровых папоротников сильно редуцированные, микроскопических размеров, в особенности мужские.

Папоротниковидные — обширный тип растений, насчитывающий около 300 родов и более 10 тысяч видов. Они делятся на два класса:

1. Папоротники эуспорангиатные (*Filicinae eusporangiateae*), характеризующиеся эуспорангиатным типом спорангиев с многослойными стенками, лишенными вскрывающих механических клеток (колец).

2. Папоротники лептоспорангиатные (*Filicinae leptosporangiateae*), обладающие лептоспорангиатным типом спорангиев с наличием в их однослойных стенках кольца.

Папоротники эуспорангиатные (*Filicinae eusporangiatae*)

Этот класс подразделяется на подклассы:

1. Первопапоротники (*Primofilices*).
2. Ужовниковые (*Ophioglossidae*).
3. Мараттиевые (*Marattiidae*).

Подкласс первопапоротниковые (*Primofilices*) — наиболее примитивная, вымершая группа, известная с середины девона до перми. Первопапоротники стояли еще очень близко к псилофитовым и занимали во многих отношениях промежуточное положение между ними и другими группами папоротников. Среди них, однако, были и более высоко организованные формы, имевшие уже типичный папоротниковидный облик.

Самым примитивным среди первопапоротников был порядок *Protopteridiales*. Некоторые из его представителей настолько близки к псилофитовым, что могут быть отнесены к ним, например *Protopteridium minutum*. Другой вид *P. hostiense* тоже еще очень близок к псилофитам, но у него уже выражены и черты папоротника: его плоские ветви напоминали сложноперистые листья папоротников и в молодом возрасте были загнуты улиткообразно.

Среди протоптеридиевых были и формы разнospоровые, например *Aneurophyton*, известный из среднего девона Германии. Это было довольно высокое, почти древовидное растение с прямым тонким стеблем до 1 см толщины. Оно напоминало протоптеридиевые, но в то же время имело некоторые признаки псилофитовых.

Кроме протоптеридиевых, среди первопапоротников известны и другие порядки: порядок *Cladoxylales* с представителем *Cladoxylon*, который был распространен от среднего девона до нижнего карбона; порядок *Zygopteridiales* с представителем *Zygopteris*, известным из карбона и имевшим папоротниковидный облик; порядок *Archaeopteridiales*, представители которого своим обликом напоминали ужовниковых и мараттиевых. Один из них — *Archaeopteris latifolia*, как, впрочем, и другие виды этого рода, — был небольшим растением с крупными, дважды перистыми листьями.

Порядок *Archaeopteridiales* был представлен формами разнospоровыми. Морфологически *Archaeopteris* близок к семенным папоротникам, однако стадия семезачатка им не была еще достигнута.

Подкласс ужовниковые (*Ophioglossales*) представлен современными равноспоровыми растениями. Ископаемые остатки очень скудны и недостоверны. В состав подкласса

входит лишь одно семейство *Ophioglossaceae* с тремя родами: *Botrychium*, *Ophioglossum* и *Helminthostachys*.

Ужовниковые — небольшие многолетние, иногда вечнозеленые травы. Некоторые из них (тропические виды *Ophioglossum*) — эпифиты. Стебель подземный (корневище), от которого отходят надземные листья, разделенные на две части (спороносную и зеленую, фотосинтезирующую), расположенные на общем черешке. Вниз от корневища отходят несколько довольно толстых корней.

Проводящая система обычно довольно простого строения. Так, у *Botrychium*, *Helminthostachys* и некоторых видов *Ophioglossum* молодые растения имеют протостель, которая вскоре переходит в эктофлойную сифоностель. У многих видов *Ophioglossum* сифоностель переходит в диктиостель, разбитую на много пучков.

Особенностью ужовниковых является способность к вторичному утолщению стебля, что отличает представителей этого порядка почти от всех современных папоротников. Это дает основание предполагать, что ужовниковые произошли от таких палеозойских папоротников, у которых имело место ясно выраженное вторичное утолщение стебля.

Спорангии ужовниковых довольно крупные (от 0,5 до 3 мм) и содержат большое количество одинаковых спор (от 1500 до 15000). Спорангии раскрываются посредством длинной щели. Ни кольца, ни каких-либо других специальных приспособлений для раскрывания спорангии не имеют.

Гаметофиты всех ужовниковых подземные, микоризные, дихотомически разветвленные, цилиндрической формы, обоеполые. Гаметангии многочисленные и разбросанные, как и у псилотовых, по всей поверхности гаметофита. Только у некоторых ужовниковых гаметофиты имеют другую форму (например, *Ophioglossum vulgatum* — тонкий, удлинённый, слабоветвистый). Размеры гаметофитов достигают 6 см, у некоторых видов значительно меньшие. Так, у *Botrychium* зрелый гаметофит имеет длину от 1 до 20 мм.

У некоторых ужовниковых гаметофиты очень долговечны и способны жить до 20 лет, у других они недолговечны и могут жить, по-видимому, лишь один сезон (*Helminthostachys*).

Важно отметить, что гаметофиты ужовниковых очень сходны с гаметофитами псилотовых.

Антеридии имеют сходство с антеридиями плаунов и хвощей. Они крупные, обычно погруженные и содержат множество многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии — с короткими шейками и одной или двумя шейковыми канальцевыми клетками.

Хотя ужовниковые в ископаемом состоянии известны лишь с начала третичного периода (да и то не очень достоверно),

они несут многие архаичные признаки и являются наиболее примитивными среди современных папоротников (подземные гаметофиты, сходные с гаметофитами псилотовых, наличие камбия в спорофазе — признак древних папоротников и др.). В связи с изложенным ужовниковые считаются растениями очень древними.

Ужовниковые родственны псилотовым (сходство в гаметофазе и спорофазе в молодом возрасте, двучленные листовые органы).

Наиболее вероятно, что ужовниковые происходят от первопапоротников. Расчленение на вегетативную и спороносную части листа имелось и у древних папоротников из порядка *Archaeopteridales* (роды *Archaeopteris*, *Rhacopteris*).

Подкласс *мараттиевые* (*Marattiidae*) представлен как немногочисленными ныне живущими, так и обильными вымершими формами. Появились мараттиевые в каменноугольном периоде и были широко распространены в этот период и в пермское время, но затем началось их угасание, и лишь немногие дожили до нашего времени.

В подкласс мараттиевые входит одно семейство мараттиевых с 6 родами: *Angiopteris* (более 100 видов), *Macroglossum* (2 вида), *Archangiopteris* (4 вида), *Marattia* (около 60 видов), *Christensenia* (1 вид), *Danaea* (32 вида).

Современные мараттиевые распространены в тропических странах и произрастают главным образом во влажных лесах, некоторые (*Archangiopteris*, *Macroglossum*) — в горных лесах.

По внешности мараттиевые похожи на наши обычные папоротники, но отличаются от них типом своих эуспорангиатных спорангиев. Стебли у мараттиевых обычно небольшие, у современных форм редко достигают метра высоты и часто скрыты в земле. От стебля обычно отходят очень крупные листья с многократно рассеченной листовой пластинкой. Так, у видов *Marattia* они могут достигать 5—6 м длины. Однако имеются и формы с небольшими листьями (некоторые виды *Danaea*). При основании листья мараттиевых (обычно длинночерешковые) окружены двумя крупными прилистниками (афлебиями), служащими для укрытия развивающихся листовых пластинок.

Виды родов *Angiopteris* и *Marattia* — стройные, крупные растения, напоминают большие древовидные папоротники, но обладают короткими стволами.

У большинства мараттиевых стерильные и спороносные части листа не отличаются друг от друга. Спорангии сидят на нижней стороне зеленых листьев вдоль жилок, как и у лептоспорангиатных папоротников. У более продвинутых форм спорангии срастаются в синангии, у более примитивных — собраны в сорусы. Синангии характерны для родов *Marattia*,

Danaea, *Christensenia*; спорангии в сорусах у *Angiopteris*, *Macroglossum*, *Archangiopteris*.

Гаметофиты мараттиевых крупные (до 3 см), надземные, темно-зеленые, уплощенные, простертые, микотрофные, многолетние, обычно имеющие сердцевидное очертание. Архегонии с короткими шейками, с одной двуядерной шейковой канальцевой клеткой. В антеридиях развиваются многочисленные многожгутиковые сперматозоиды.

Хотя мараттиевые достоверно известны лишь с верхнего карбона, но весьма вероятно, что существовали и раньше, поскольку они не всегда отличимы (без спороношений) от первопапоротников и семенных папоротников. Многие черты сходства мараттиевых с первопапоротниками позволяют считать последние исходными для первых. Отличаются мараттиевые от первопапоротников типичными плоскими листьями-кладодиями и расположением спорангиев на нижней поверхности листовых пластинок. С другой стороны, мараттиевые сближаются с семенными папоротниками, от которых отличаются тем, что гаметофазы развиваются у них из спор вне спорангиев и в связи с этим семезачатков еще нет. Однако формы с лучистым расположением синангиев, как это имеет место у *Christensenia*, представляют особый интерес, так как из подобных спороношений, вероятно, в палеозое возник семезачаток (возможно, у саговниковидных — *Cycadopsida*, к которым принадлежат семенные папоротники).

Папоротники лептоспорангиатные (*Filicinae leptosporangiateae*)

Характерными признаками лептоспорангиатных папоротников являются спорангии, возникающие из одной поверхностной клетки, и присущие им однослойные стенки, а также собрание спорангиев в сорусы. Прimitивные формы сорусов еще лишены индузия (покрывальца).

К лептоспорангиатным папоротникам принадлежит около 10 тысяч видов, объединяемых в 270 родов, представленных в большинстве травянистыми формами. Только немногие лептоспорангиатные папоротники — формы древовидные.

Огромное большинство лептоспорангиатных папоротников — растения равноспоровые, объединяемые в порядок *Filicales* — собственно папоротники. Наряду с этим имеются и формы разноспоровые, которые представлены двумя порядками — *Marsileales* и *Salviniales*. Представители последних являются болотно- и воднообитающими папоротниками.

Класс лептоспорангиатных папоротников относительно молод. Большинство семейств порядка *Filicales* появляется в триасе, достигая значительного развития в меловом периоде,

будучи, таким образом, ровесником цветковых и современных голосеменных.

Порядок *Filicales* обычно делят на 11 семейств, из которых чистоустовые, или осмундовые (*Osmundaceae*), известные уже из верхнего карбона и более достоверно из пермского периода, представляют собой промежуточное звено между эуспорангиатными и лептоспорангиатными папоротниками. У осмундовых спорангии в основном образуются из одиночных клеток и имеют однослойные стенки, но ножки их массивные и возникают из нескольких клеток. В стенке спорангия имеются группы клеток с утолщенными стенками, напоминающие кольца некоторых мараттиевых, например, *Angiopteris*, *Macroglossum*.

Гаметофиты осмундовых тоже носят промежуточный характер и больше похожи на гаметофиты мараттиевых, чем на гаметофиты типичных лептоспорангиатных папоротников, тем более что они относительно долговечны (живут более одного сезона). Они продолговатые, мясистые, темно-зеленые, таллозного типа.

Таким образом, осмундовые имеют определенное сходство с эуспорангиатными папоротниками, в особенности с мараттиевыми. С другой стороны, у них немало признаков папоротников лептоспорангиатных. Б. М. Козо-Полянский даже выделяет осмундовые в особый класс *Filicinae protoleptosporangiateae* в связи с промежуточными признаками их между эуспорангиатами и лептоспорангиатами.

Пермские ископаемые *Osmundaceae* характеризовались наличием протостели в стебле, а пермский *Grammatopteris* по строению стели занимал промежуточное положение между первопапоротниками *Zygopteridaceae* и современными *Osmundaceae*, что указывает на связь их с первопапоротниками типа *Zygopteridaceae*, от которых и производят это семейство.

Все виды осмундовых — многолетние растения с массивными и обычно короткими и прямостоячими стеблями, увенчанными кроной больших однажды- или дваждыперистых листьев. Последние у *Osmunda cinnamomea* и у некоторых других видов могут достигать 2—3 м. У основания черешков листья снабжены прилистниками, которые у *Todea* соединены комиссурами, как и у эуспорангиатных папоротников.

У родов *Todea* и *Leptopteris* вегетативные и спороносные листья еще очень сходны друг с другом, но у видов *Osmunda* листья частично или целиком диморфные. Так, у *Osmunda regalis* спороносной является верхушечная часть листа, у *O. claytoniana* — средняя часть, а у *O. cinnamomea* некоторые листья полностью спороносные, т. е. у этого вида листья целиком диморфные. При этом спороносная часть листа или весь спороносный лист лишен хлорофилла и редуцирован.

Кроме того, спороносные листья появляются раньше зеленых, вегетативных и после рассеивания спор засыхают.

Как примитивный признак, характерный для осмундовых, следует отметить одновременное возникновение спорангиев и их одновременное созревание в сорусе.

Семейство схизейных (*Schizaeaceae*) производится от первопапоротников типа *Zygopteridaceae*. По внешнему виду и размерам схизейные очень различны. В большинстве случаев стебли у них короткие, прямостоячие или вместо них дорсивентральные корневища. Листья обычно дифференцированы на вегетативные и спороносные части. Наиболее древен род *Senftenbergia* из карбоновых отложений Европы. Современные виды родов *Anemia*, *Schizaea* и *Lygodium* известны из мелового периода. Для схизейных характерны краевые, одиночные, возникающие одновременно спорангии с кольцом в виде шапочки на вершине. Схизейные стоят довольно близко к *Osmundaceae*, с которыми они, по-видимому, имеют общее происхождение от *Zygopteridaceae*. Возможно, что схизейные дали начало *Marsileaceae*.

Семейство глейхениевых (*Gleicheniaceae*) принадлежит к числу древнейших лептоспорангиатных папоротников. Однако достоверные находки их известны лишь с триаса, а род *Gleichenia* обнаружен еще позднее — в юрском и меловом периодах.

Современные глейхениевые распространены в тропических и умеренных областях южного полушария. Листья у них двояко- или троякоперистые, иногда очень крупные, достигающие нескольких метров. Спорангии крупные, на массивной ножке, собраны в сорусы по 2—8, без покрывалец. Располагаются они на нижней поверхности мономорфных листьев. Развитие спорангиев одновременное. Кольцо в виде пояска выше середины спорангия состоит из одного ряда крупных толстостенных клеток и прерывается лишь у верхушки спорангия несколькими тонкостенными клетками.

Гаметофиты талломного типа, различной формы, напоминающие гаметофиты *Marattiaceae* и *Osmundaceae*. Архегонии — с длинными шейками и обычно с двумя шейковыми канальцевыми клетками, по расположению сходны с архегониями *Osmundaceae*.

По расположению и строению спорангиев глейхениевые сходны с *Osmundaceae*, особенно близки к роду *Todea*, обнаруживая также сходные признаки с *Cyatheaceae*, *Matoniaceae*, *Polypodiaceae*. Исходными для *Gleicheniaceae* являются первопапоротники типа *Zygopteridales*.

Семейство матониевых (*Matoniaceae*) представлено всего двумя родами — монотипным родом *Matonia* и родом *Phanegosodus* с двумя видами. Ископаемые остатки матониевых из-

вестны с верхнего триаса, а в юре и в нижнем мелу они были особенно многочисленны и широко распространены.

Представители матониевых обладают ползучим, дихотомически ветвящимся корневищем, от которого отходят крупные, до 2 м и более листья, состоящие из очень крупного прямостоячего черешка и крупной вееровидной пластинки, анатомически сходной с листом глейхениевых.

Спорангии возникают в кучках одновременно и располагаются в сорусах по 6—10 на нижней стороне листьев, прикрыты щитовидным покрывальцем. Кольцо косое, почти продольное.

Семейство *Matoniaceae* наиболее близко к *Gleicheniaceae*, обнаруживая много общего в строении листьев, корневища, в строении и развитии сорусов и спорангиев. Последние, однако, резко отличаются от спорангия глейхениевых наличием индузиума.

Matoniaceae являются как бы дальнейшим развитием *Gleicheniaceae*.

Семейство гименофилловых (*Hymenophyllaceae*) представлено двумя родами — *Hymenophyllum* и *Trichomanes*, которые включают более 600 видов, распространенных главным образом в тропических областях. Ископаемые виды гименофилловых известны из среднего и верхнего карбона (*Hymenophyllites quadridactylites*).

Гименофилловые — небольшие (в несколько сантиметров и даже миллиметров) растения с однослойными листьями, лишенными устьиц; со спорангиями, расположенными по краям листа (древний признак); с полным косым кольцом у спорангиев, прикрытых покрывальцами.

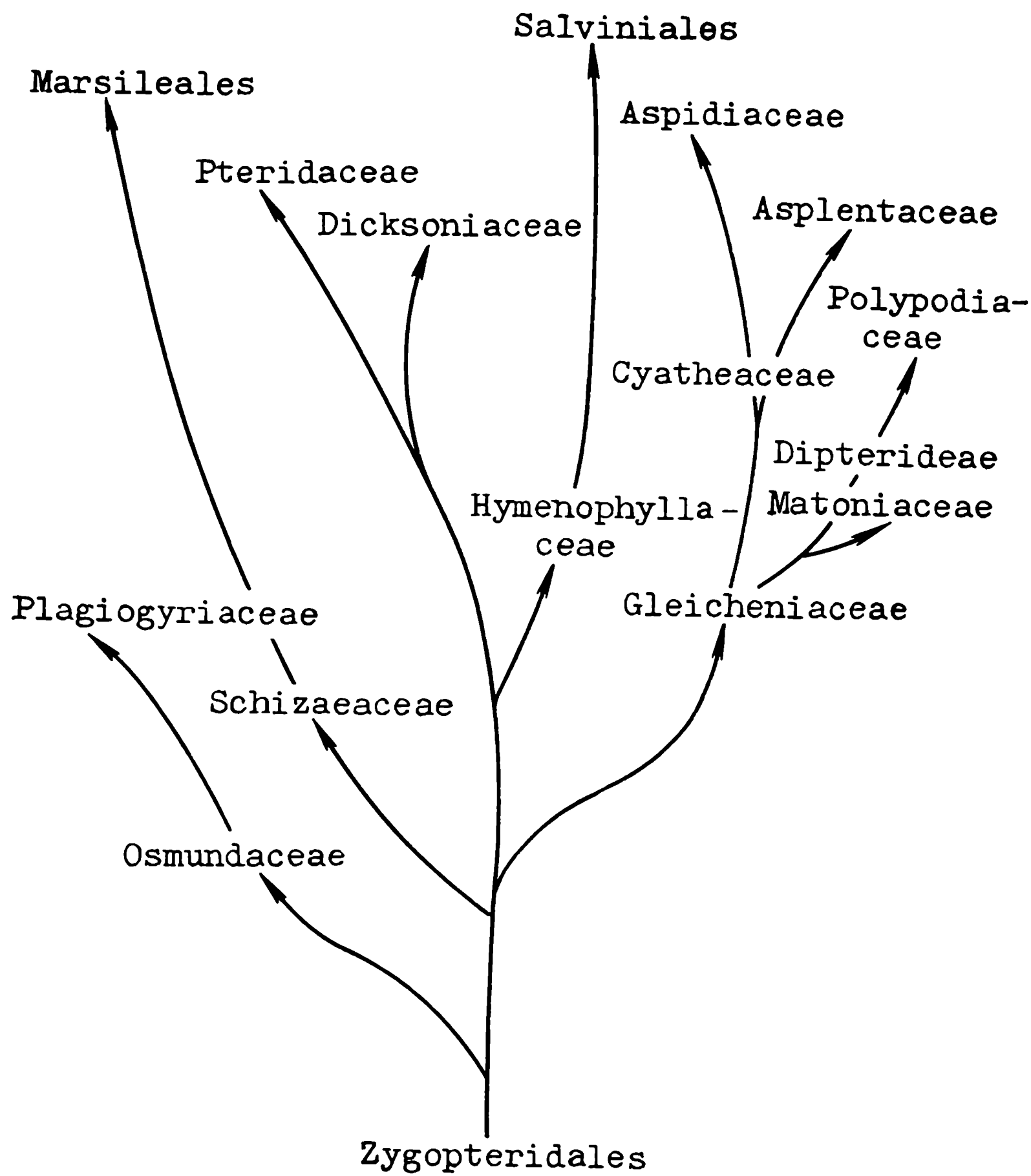
Ранние стадии развития спорангиев напоминают наиболее примитивные лептоспорангиаты, в частности *Schizaeaceae*, с которыми *Hymenophyllaceae* имеют общее происхождение.

По строению спорофита и гаметофита *Hymenophyllaceae* наиболее близки к *Schizaeaceae*, кроме того, очевидны и родственные связи их с *Gleicheniaceae*, с которыми они сближаются по строению спорангия и антеридия.

Семейство диксониевых (*Dicksoniaceae*) представлено древовидными папоротниками с прямостоячими, часто очень высокими стволами, несущими на своей вершине крону крупных перистосложных листьев со свободными концами жилок, на которых расположены краевые сорусы, окруженные чашевидным (*Thygosopteris*) или чаще двугубым индузиумом того же типа, что и у *Hymenophyllum*. Спорангии на длинных ножках, снабжены косым или почти вертикальным полным кольцом и открываются поперечной щелью. Гаметофит талломного типа, сердцевидной формы.

Представители: *Dicksonia* с 25 видами, распространенными

на севере Мексики, в Новой Зеландии, Тасмании; *Cibotium*, близкий к *Dicksonia*, и др. Одним из древнейших был род *Coniopteris*, близкий к современному *Thyrsospteris*, известный из триасовых и юрских отложений.



Взаимоотношения между главнейшими семействами Filicales.

Семейство *Dicksoniaceae* имеет много общего с семейством *Hymenophyllaceae* и произошло, вероятно, от общих с ним предков. Имеются у диксониевых и родственные связи с семейством *Pteridiaceae*.

Семейство птеридовых (*Pteridiaceae*) содержит более 60 родов с 1300 видами, широко распространенными по всему

земному шару. Ископаемые остатки птеридовых известны из юрских, меловых и третичных отложений.

Большинство птеридовых — наземные папоротники с ползучим или восходящим корневищем. Листья различны по форме и величине, от сложноперистых до простоперистых и цельных, обычно мономорфные, лишь у некоторых родов встречаются диморфные (*Schizoloma*, *Cryptogramma*, *Trachurteris* и др.).

Спорангии в краевых сорусах или же рассеяны по всей поверхности нижней стороны листа, снабжены индусиумом или не имеют его и тогда защищены загнутым краем листовой пластинки. Они мелкие, сплюснутые, сидящие на длинной ножке, с неполным вертикальным или слегка косым кольцом, раскрывающиеся поперечной щелью. Гаметофит талломного типа, сердцевидный.

Самый большой род — *Pteris* — с 280 видами, распространенными почти исключительно в тропических странах. У нас встречается род орлик (*Pteridium aquilinum*) с подземным длинным ветвящимся корневищем. Для этого вида характерно наличие сосудов в проводящей ткани.

Семейство *Pteridiaceae* произошло, вероятно, непосредственно от *Dicksoniaceae*, с которым оно связано в особенности двумя родами — *Culcita* и *Dennstaedtia*.

Семейство циатиевых (*Cyatheaceae*) сходно с семейством *Dicksoniaceae*, но сорусы у его представителей расположены на нижней поверхности листьев. К этому семейству принадлежат 7 родов с 850 видами, распространенными в тропических странах. Самый крупный род — *Cyathea*, заключающий в себе около 800 видов.

Циатиевые — древовидные, реже полудревовидные растения с прямостоячими стволами, увенчанными кроной крупных (до 5—6 м длины) листьев с широкой дважды-, триждыперистой пластинкой. В большинстве листья мономорфные, редко диморфные.

Спорангии в сорусах, расположенных на нижней стороне листьев, у одних снабжены индусиумом, у других — без него. Кольцо почти вертикальное, спорангии раскрываются поперечной щелью.

Гаметофиты обычного талломного типа, сердцевидные.

Семейство *Cyatheaceae* родственно семейству *Gleicheniaceae*. Роды *Lophosoria* и *Amphidesmium* — наиболее примитивные представители циатиевых — особенно близки к семейству *Gleicheniaceae*.

В ископаемом состоянии *Cyatheaceae* известны с юры и нижнего мела.

Семейство кочедыжниковых, или многоножковых (*Polypodiaceae*), содержит в себе свыше 170 родов с примерно

700 видами, распространенными в основном в тропических странах; лишь немногие виды произрастают в умеренных областях. В частности, все папоротники нашего пояса принадлежат к этому семейству.

Кочедыжниковые представлены травянистыми формами. Листья отходят от подземного корневища. Они перистые, повторноперистые, лопастные, цельные, мономорфные и диморфные. Сорусы без индузиумов. Спорангии мелкие, уплощенные, на длинной тонкой ножке. Кольцо неполное, вертикальное.

Гаметофит — сердцевидная листоватая пластинка — недолговечный, обоеполый, шейка архегония короткая.

У нас обычны *Dryopteris filix mas* — щитовник, или «мужской» папоротник; *Anthyrium filix femina* — «женский» папоротник; виды рода *Polypodium*, например *P. vulgare* — многоножка обыкновенная, сладкий папоротник, солодка, *Onoclea struthiopteris* — страусопер (папоротник с диморфными листьями).

По-видимому, *Polypodiaceae* появились лишь с верхнего триаса в виде примитивных форм, сходных с современными *Dipteris* и *Cheiropleuria*, но уже в юре и нижнем мелу их представители получили широкое распространение. Полагают, что семейство *Polypodiaceae* произошло от *Gleicheniaceae*, как и близкое к нему семейство *Matoniaceae*.

Порядок *Filicales* в целом, как уже упоминалось, возник от первопапоротников типа *Zygopteridales*. Для семейства глейхениевых и гименофилловых проводящий столб представлен протостелью, у остальных же семейств порядка *Filicales* протостель имеется лишь в первых метамерах, т. е. в основании молодого растения, сменяясь с возрастом более сложными проводящими столбами. Простой, одновременный способ возникновения спорангиев, типичный для схизеевых, глейхениевых и матониевых, более примитивен, менее совершенен, чем неодновременный, когда имеет место длительное псполнение сорусов новыми спорангиями, что характерно для остальных семейств порядка *Filicales*. Наиболее прогрессивным, позже возникшим типом развития спорангиев явился смешанный тип, при котором любая точка спорангиеносного участка листа (плаценты) способна длительно воспроизводить спорангии. Этот тип развития спорангиев характерен для наиболее молодого семейства кочедыжниковых, он обеспечил ему процветание в наше время.

Такова основная линия эволюции порядка *Filicales*.

Порядок *марсилеевые* (*Marsileales*) содержит одно семейство и представлен травами с длинными горизонтальными ползучими корневищами, от нижней поверхности которых отходят многочисленные корни, а от верхней — два ряда листьев.

Марсилеевые — растения разнospоровые. Сорусы спорангиев помещаются у них в особых вместилищах — спорокарпиях. Последние сидят на черешках листьев на довольно длинных ножках. Стенка спорокарпия имеет листовое происхождение.

Сорусы спорангиев обоеполые, в числе 2—20, заключены в спорокарпии и прикрыты покрывальцами. Спорангии по развитию лептоспорангиатные, но без колец. В каждом сорусе образуется 8 или 16 спорангиев, причем в макроспорангиях созревает лишь одна макроспора, а в микроспорангиях развиваются 32 или 64 микроспоры.

Набухание и раскрытие спорокарпиев происходит лишь в водной среде. Освободившиеся и попавшие в воду споры начинают прорастать, давая начало гаметофитам. Микроспоры развиваются в весьма редуцированные мужские гаметофиты, заключенные в оболочках споры и состоящие из одиночной заростковой клетки и двух антеридиев из немногих клеток стенки и 16 сперматозоидов в каждом. Сперматозоиды обнаруживают типичное для папоротников строение. Макроспора производит женский гаметофит, состоящий из одной клетки, заполняющей спору, и немногих клеток, которые выступают через отверстие оболочки споры. На выступающей части находится один или несколько архегониев с короткими шейками, содержащими 1—2 шейковые канальцевые клетки. После оплодотворения развивается зародыш, причем развитие зародышевых квадрантов происходит так же, как и у папоротников порядка *Filicales*.

Хотя геологическая история марсилеевых не выяснена, однако происхождение их от *Filicales* не вызывает сомнений.

Особенно близкой к ним и, возможно, предковой группой является семейство *Schizaeaceae*, что доказывается прежде всего ясно выраженным сходством в развитии спорокарпия марсилеевых и спороносного сегмента листа *Schizaea*. Споркарпий марсилеевых может рассматриваться как специализированный спороносный сегмент листа схизейных, возникший в связи с водным местообитанием. Кроме того, весьма сходны ранние стадии развития спорангиев марсилеевых и схизейных. Определенное сходство есть также в анатомическом строении вегетативных органов марсилеевых и схизейных. Жилкование листьев *Marsilea* и *Regnellidium* дихотомическое, как и у большинства схизейных. Наконец, по строению стели марсилеевые также сходны со схизейными. Все это свидетельствует о несомненной филогенетической связи этих двух групп папоротников.

Порядок с а л ь в и н и е в ы е (*Salviniales*) включает в себя два довольно близких семейства — *Salviniaceae* и *Azollaceae*. Как и марсилеевые, они являются разнospоровыми воднооби-

тающими растениями. Предполагается, что сальвиниевые возникли от равноспоровых папоротников типа современных *Hymenophyllaceae*. Особенно много общего у *Salviniales* с родом *Trichomanes*.

Семейство сальвиниевых (*Salviniaceae*) представлено как современными видами (8 видов рода *Salvinia*), так и ископаемыми, известными из меловых, третичных и четвертичных отложений. У нас встречается один вид *Salvinia natans*, произрастающий в озерах и заводях рек на юге Европейской части СССР. Растение это небольшое (около 15 см), плавающее на поверхности воды. Оно имеет стебель, несущий в узлах листья, собранные по 3 в мутовке. Два листа овальные, зеленые, плавающие, третий же лист подводный, сильно рассеченный, напоминающий корни и их заменяющий. У основания подводных листьев образуются шаровидные сорусы, называемые здесь спорокарпиями. Последние все одинакового размера, но одни из них содержат микроспорангии, а другие — макроспорангии. Снаружи спорокарпии одеты двойной оболочкой — индузиумом, который развивается из основания листа.

Спорангии одеты однослойной стенкой, внутрь от которой располагается один ряд выстилающего слоя (тапетум). В центре развиваются клетки археспория, дающие начало материнским клеткам спор. Последние делятся редуционно, причем в микроспорангиях развивается 64 микроспоры. Клетки тапетума расплываются, и содержимое их застывает, образуя твердую массу — массулу, в которую погружены споры.

Хотя в макроспорангии возникает 32 макроспоры, но развивается лишь одна. Стенки клеток тапетума растворяются и сливаются в общий периплазмодий, превращающийся в массулу (периспорий) — пенистое вещество, одевающее макроспору снаружи. Оно способствует удержанию макроспорангия на поверхности воды.

Сорусы осенью опадают и перезимовывают на дне водоема. Весной, когда сорусы, вследствие сгнивания индузиума, открываются, споры, окруженные стенками спорангия, поднимаются к поверхности воды. Микроспоры прорастают здесь в сильно редуцированные мужские заростки (гаметофиты), а макроспоры образуют женские гаметофиты.

Микроспора при прорастании не покидает микроспорангия, внутри которого развивается мужской гаметофит. Содержимое микроспоры при этом делится поперечно на три клетки, самая нижняя из которых отделяет у своего основания маленькую линзообразную клеточку. Последняя и отделившая ее клетка являются проталлиальными клетками мужского гаметофита. Две верхние клетки благодаря разрастанию верхней проталлиальной клетки через разрыв оболочки микроспорангия выдвигаются наружу, и каждая из них производит по

одному упрощенному антеридию, состоящему из двух клеток стенки и одной спермагенной клетки. Последняя, делясь далее, образует 4 многожгутиковых сперматозоида. Таким образом, мужской гаметофит обладает двумя антеридиями с четырьмя сперматозоидами в каждом. Сперматозоиды выплывают наружу и подплывают к женским гаметофитам.

Макроспора, оставаясь внутри макроспорангия, прорастает в женский гаметофит. В результате первого деления образуется маленькая верхушечная клетка, которая путем дальнейших делений дает начало мелкоклеточному женскому гаметофиту, и крупная базальная клетка, богатая питательными веществами. Ядро этой клетки многократно делится, образуя тело в качестве резервуара питательного материала. Таким образом формируется женский гаметофит, который в верхней части разрывает оболочку макроспорангия и высвобождается наружу в виде округло-треугольной пластинки. На ней развиваются погруженные в ее ткань 3—5 архегониев с короткими шейками, содержащими лишь по одной шейковой двудерной канальцевой клетке. В брюшке содержатся яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка.

Из зиготы развивается зародыш, состоящий из ножки, первого листа и верхушки стебля, корень не развивается.

Положение сальвиниевых в системе довольно неясное. Как было указано, это семейство связано в своем происхождении с равноспоровыми папоротниками типа *Humenophyllaceae*.

* * *

Дальнейшая эволюция папоротникообразных привела к появлению семенных растений, гаметофиты которых для процесса оплодотворения не нуждаются (в противоположность гаметофитам папоротникообразных) в водной среде. Это позволило семенным растениям распространиться по всему земному шару.

В цикле развития семенных растений, как и у папоротникообразных, преобладает спорофит, но в то время как у этих последних гаметофиты имеют еще самостоятельное, отдельное от спорофита существование, у семенных растений гаметофит всецело зависит от спорофита и существует лишь в непосредственной связи с последним. У семенных растений продолжается прогрессивное развитие спорофита как фазы, приспособленной к наземному существованию, и дальнейшая редукция гаметофита, начавшаяся еще в пределах папоротникообразных. Наибольшего усложнения в строении спорофита достигли покрытосеменные растения, и у них же гаметофит подвергся наибольшей редукции.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ (SPERMATOPHYTES)

Семенные растения представлены двумя типами:

1. Голосеменные (Gymnospermae).
2. Покрытосеменные, или цветковые (Angiospermae seu Anthophyta).

Семенные растения в отличие от высших споровых производят семена — многоклеточные образования, в то время как споры — это образования одноклеточные. Семена развиваются из так называемых семезачатков, которые представляют собой видоизмененные макроспорангии.

У семенных растений в макроспорангии в результате редукционного деления материнской клетки макроспор образуются 4 макроспоры, но из них только одна достигает зрелости, а остальные три дегенерируют. Макроспора, достигшая зрелости, у семенных растений не выпадает из макроспорангия и прорастает внутри его в женский гаметофит.

Макроспорангий, развиваясь, обрастает вначале кольцевым валиком, который возникает при его основании и затем разрастается вокруг всего макроспорангия в особый покров, носящий название интегумента. При этом края интегумента оставляют на вершине макроспорангия открытый узкий канал — микропиле, через который к женскому гаметофиту могут проникать у голосеменных растений микроспоры (точнее, пыльцевые зерна), а у покрытосеменных растений — пыльцевые трубки.

Макроспорангий, окруженный интегументом и содержащий внутри женский гаметофит, представляет собой семезачаток. После оплодотворения в семезачатке развивается зародыш, т. е. зачаточный спорофит. Макроспорангий, окруженный интегументом и содержащий внутри женский гаметофит с возникшим в нем зачаточным спорофитом (зародышем), представляет собою семя.

В отношении природы интегумента долгое время господствовала индузиальная гипотеза, согласно которой интегумент

будто бы гомологичен индузиуму. Однако давно уже было указано, что в отличие от индузиума, имеющего листовое происхождение, интегумент возникает из нижней части самого семезачатка.

Согласно современной синангиальной гипотезе, интегумент представляет собой кольцо подвергшихся стерилизации сросшихся и слившихся спорангиев, окружающих центральный функционирующий макроспорангий, причем микропиле соответствует первоначальному промежутку между верхушками спорангиев. Семезачаток, таким образом, является синангием, у которого все спорангии, кроме одного, центрального, стерилизовались и образовали покров — интегумент — единственного фертильного спорангия.

Правильность синангиальной гипотезы происхождения интегумента доказывается строением примитивных семезачатков семенных папоротников, которые обладали сегментированными интегументами с проводящим пучком в каждом сегменте. Так, у *Physostoma* пыльцевая камера была окружена 12 «щупальцами», представлявшими собой концы стерильных спорангиев (сегментов интегумента). Следует к этому добавить, что сегментированные интегументы известны также у беннеттитов и даже у современных саговников. Эти данные убедительно доказывают, что семезачаток представляет собой видоизмененный макросинангий.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ (GYMNOSPERMAE)

Голосеменные характеризуются наличием незащищенных семезачатков, расположенных открыто на макроспорофиллах. Они являются растениями разнospоровыми, причем в цикле их развития, как и у папоротникообразных, доминирует спорофит. Гаметофиты, как мужской, так и женский, сильно редуцированы. Женский гаметофит не порывает связи с материнским растением (со спорофитом), развиваясь внутри семезачатка (макроспорангия). Мужской гаметофит претерпевает редукцию до полной утраты вегетативных (проталлиальных) клеток у наиболее высоко организованных голосеменных.

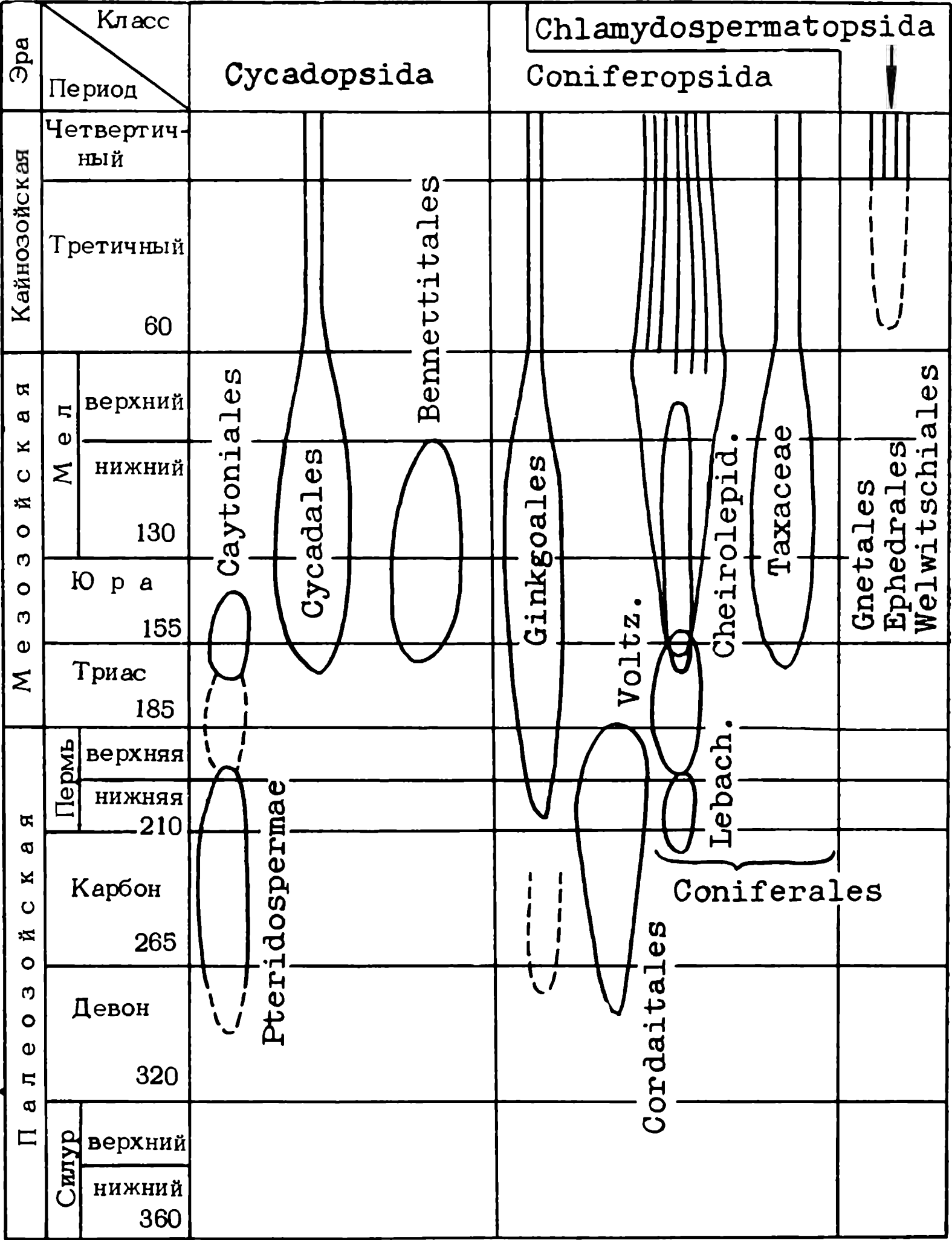
Голосеменные еще настолько близки к папоротниковидным, что между этими двумя группами растений нельзя провести резкой границы. Особенно близки к папоротниковидным древние ископаемые семенные папоротники и некоторые современные саговниковые, например *Stangeria*, которая даже считалась папоротником, пока не стали известны ее семена.

Голосеменные представлены исключительно древесными формами. Это очень древняя группа высших растений, появившаяся еще в девоне. Произошли они, вероятно, от разнospоро-

вых представителей первопапоротниковых. Предками голосеменных, возможно, были девонские Archaeopteridales.

Наиболее примитивные голосеменные настоящего семени еще не образовывали, поскольку в их семезачатках не возни-

Таблица 5. Развитие голосеменных (Gymnospermae).



кал покоящийся зародыш. Таковы ископаемые девонские семенные папоротники и кордаиты. На основании этого Тахтаджян предложил называть растения с беззародышевыми семенами семезачатковыми.

Таким образом, подлинным семенным растениям предшествовала ступень эволюции, когда образовывались беззародышевые семена, т. е. семезачатки. Эти семезачатковые растения (семенные папоротники и кордаиты) развивались непосредственно из семезачатков, у которых отсутствовала стадия покоя, свойственная зародышу после его формирования.

Тип голосеменных подразделяется на два подтипа:

1. Саговникоподобные (*Cycadopsida*) в составе классов:
 - а) семенные папоротники (*Pteridospermae*, seu *Cycadofilices*),
 - б) саговниковые (*Cycadinae*),
 - в) беннеттитовые (*Bennettitinae*),
 - г) кейтониевые (*Caytoniinae*),
 - д) оболочкосеменные (*Chlamydospermidae*).
2. Хвойноподобные, или шишконосные (*Coniferopsida*), в составе классов:
 - а) кордаитовые (*Cordaitinae*),
 - б) гинкговые (*Ginkgoinae*),
 - в) хвойные (*Coniferinae*).

Саговникоподобные (*Cycadopsida*)

Семенные папоротники (*Pteridospermae*, seu *Cycadofilices*). Представители семенных папоротников — древнейшие, самые примитивные голосеменные растения. Они появились в верхнем девоне. Временем их расцвета был карбон. Только немногочисленные семенные папоротники дожили до конца триаса.

Спорофиты семенных папоротников сходны по облику с таковыми древовидных папоротников и часто даже неотличимы от них без семян. Представлены птеридоспермы либо деревьями пальмовидной организации, либо лианами с вьющимися или лазящими стеблями.

Семена этих растений достигали в длину 3—5 см, не обладали зародышем и были заполнены эндоспермом. Они были заключены в купулы (плюски) по одному или по несколько.

Микроспоры птеридоспермов были очень крупными (до 500 мк) и развивали многоклеточные гаметофазы. Предполагается, что в мужской гаметофазе образовывались сперматозоиды.

Женская гаметофаза была многоклеточной, с архегониями вверху. В пыльцевой камере находилось большое количество микроспор.

Как уже упоминалось, семенные папоротники, по всей вероятности, произошли от первопапоротников типа *Archaeopteridales*. Они, в свою очередь, были исходными для саговников и других групп подтипа саговниковидных (*Cycadopsida*). Кро-

ме того, древнейшие представители семенных папоротников сближаются по организации стеблей с кордаитами и, вероятно, близки к ним по происхождению.

В состав класса семенных папоротников входит несколько семейств, из которых упомянем следующие.

1. Лигиноптеридовые (*Lyginopteridaceae*). Виды этого семейства были лазящими растениями. На тонком стебле (толщиной около 4 см) располагались дважды-, триждыперистые листья, в молодости улиткообразно свернутые. Микроспорофиллы расчленялись на стерильную и спороносную части, причем стерильная часть несла на себе перисторассеченные листовидные пластинки, а спороносная была представлена осью, к которой прикреплялись на коротких ножках блюдцевидные пластинки. Последние на своей нижней стороне несли по 6—7 спорангиев с микроспорами, прораставшими в мужской многоклеточный гаметофит. Семезачатки были мелкими (около 5,5 мм длины) и напоминали семезачатки современных саговников. В верхней части нуцеллюса имелся конусовидный вырост, вокруг которого располагалась пыльцевая камера с микроспорами. Снаружи семезачатки были одеты интегументом, плотно сраставшимся с нуцеллюсом на всем протяжении, кроме верхней его части, где оставалось отверстие — микропиле. В центре нуцеллюса располагался мощный эндосперм, в его верхней части развивались архегонии. У *Lagenostoma ovoïdes* найден отлично сохранившийся женский гаметофит с остатками трех архегониев. Снаружи весь семезачаток был окружен особым покровом — купулой, с ним не сраставшейся. Строение купулы свидетельствует о ее листовом происхождении.

2. Медуллозовые (*Medullosaceae*). Представлены растениями с прямостоячим стеблем толщиной от 2 до 20 см. Спороносные сегменты листьев медуллозы имели вид чашеобразных вместилищ, на дне которых рядами располагались многочисленные микроспорангии. У некоторых форм они оставались свободными, у других — срастались в синангии. Семезачатки медуллозовых были сходны с семезачатками современных саговников. Предполагается, что медуллозовые произошли от наиболее примитивных *Lyginopteridaceae*.

3. Каламопитиевые (*Calamopityaceae*). Самые древние среди семенных папоротников и близкие к кордаитам.

Кейтониевые (*Cautioniaceae*). Кейтониевые — ископаемые растения, жившие в среднеюрское время. Они впервые были описаны в 1925—1926 гг. и рассматривались одновременно как примитивные покрытосеменные растения. Появились кейтониевые в триасе и представляли собой быстро затухшую ветвь эволюции семенных папоротников. В состав кейтониевых входят два семейства.

Семейство *Corystospermaceae* наиболее примитивное. Представители его были небольшими растениями с листьями, характерными для семенных папоротников. Спорофиллы состояли из главной оси с боковыми ветвями, на концах которых сидели висячие спорангии, как, например, у *Crossotheca*. Однако микроспоры резко отличались от микроспор семенных папоротников наличием двух пузыревидных придатков. Макроспорофиллы также были перистыми, причем каждая боковая ветвь их заканчивалась двумя или более шлемовидными или колокольчатыми купулами, содержащими по одному семезачатку. Это семейство образует как бы связующее звено с семенными папоротниками.

Второе семейство — *Caytoniaceae* — известно из юрских отложений. Стебли и корни их не найдены. Листья перистые, с 3—6 ланцетными пластинками, сближенными на верхушке тонкого черешка. Микроспорофиллы были перистыми, на верхушках конечных веточек несли группы 4-лопастных 4-камерных микросинангиев (в числе 3—6). Микроспоры с двумя крыловидными воздушными мешками, как и у користоспермовых. Макроспорофиллы также были перистыми. На боковых разветвлениях их располагались почти замкнутые купулы, внутри которых помещались семезачатки. Каждая купула содержала по несколько семезачатков и имела рыльцевидный придаток, служивший для улавливания микроспор. Этот придаток был пронизан несколькими каналами, ведущими к отдельным семезачаткам, по которым микроспоры проникали к микропиле семезачатков, где совершалось прорастание микроспор. Этим кейтониевые отличались от покрытосеменных, у которых микроспоры (пыльцевые зерна) прорастают на рыльце.

Купулы кейтониевых отличаются от купул користоспермовых: у последних они незамкнутые, и из них наружу выступали длинные микропиле, улавливавшие микроспоры. Внутри купул образовывались семена (без зародышей?).

Хотя кейтониевые и были покрытосеменными растениями, но с цветковыми покрытосеменными они родственных отношений не имели. Покрытосемянность кейтониевых носила совершенно иной характер: при образовании купулы заворачивался не весь макроспорофилл, а лишь отдельный его сегмент. Кейтониевые, очевидно, наиболее близки к семенным папоротникам, и Козо-Полянский относит их к этой группе растений.

Все же в кейтониевых можно видеть попытку к образованию покрытосемянности, как бы прообраз покрытосеменных растений.

Саговниковые, или цикадовые (*Cycadinae*). По своему внешнему виду, а также по некоторым анатомиче-

ским признакам саговники сходны с семенными папоротниками, в особенности из семейства медуллозовых, от которых они и производятся. От семенных папоротников саговниковые отличаются в основном лишь наличием шишек вместо рассеянно расположенных спорофиллов.

Многочисленные остатки листьев и стеблей цикадового типа известны уже из верхнего палеозоя. Другие части цикадовых — микроспорангии и семена — относят к верхнему триасу, когда саговники быстро распространились по Земле. Они достигли своего расцвета в юрский период, были широко распространены и в мелу. Третичные саговники уже близки к современным, в особенности к роду *Zamia*.

В настоящее время саговники насчитывают 9 родов и около сотни видов. По словам Козо-Полянского, саговники в наше время являются как бы «живыми ископаемыми», доживающими свой век в тропиках и субтропиках.

Саговники — двудомные древесные растения пальмового типа с листьями, напоминающими листья финиковой пальмы. Достигают тысячелетнего возраста. Мужские органы спороношения представлены микроспорофиллами, собранными в шишки, женские — макроспорофиллами, тоже в виде шишек.

Лишь у представителей рода *Cycas* женские шишки не образуются, а макроспорофиллы развиваются на вершине стебля в виде свободных образований, сходных с вегетативными листьями. У других видов саговников макроспорофиллы имеют вид чешуй или щитков и собраны в более или менее компактные шишки, достигающие нередко значительной величины, например у *Macrozamia denisonii* — 79 см длины и 30 кг веса, у южно-африканского саговника *Encephalartos caffer* — до 42 кг. Однако у *Zamia rugosa* шишка имеет в длину лишь 2 см при диаметре 1,5 см.

Наиболее примитивные макроспорофиллы характерны для рода *Cycas*. Они имеют вид перистого вегетативного листа и при своем основании несут по несколько пар семезачатков. Так, например, у *Cycas revoluta* макроспорофиллы несут по 3 пары семезачатков, у *C. circinalis* их лишь одна пара, причем наблюдается не только редукция числа семезачатков, но и редукция самого спорофилла, у других родов, например у *Stangeria* и *Dioon*, макроспорофиллы имеют еще расширенную листовую верхушку, но не всегда сохраняют зубчатость краев — остаток их прежней перистой природы. Наконец, у *Zamia* макроспорофиллы уже совершенно утратили листовидный характер и имеют форму щитка с ножкой, неся по два висячих семезачатка.

Саговниковые, таким образом, представляют прекрасный пример эволюции листовидного макроспорофилла путем его

постепенной редукции к пельтатной форме с образованием плотного стробила, подобного колоску хвоща.

Семезачатки саговников обычно крупные, от 3 до 5 см длины, но у некоторых, например у *Zamia rugosa*, они небольшие, всего 5—7 мм длины. Снаружи семезачаток одет толстым интегументом, вытянутым своей свободной верхушкой в длинное микропиле. Внешний слой интегумента саговников соответствует куполе семенных папоротников, что указывает на родство саговников с этими древнейшими растениями.

Центральная часть семезачатка первоначально заполнена тканью, составляющей так называемый нуцеллюс, одна из клеток которого превращается в спорогенную и подвергается редукционному делению, приводящему к возникновению 4 макроспор. Из них лишь нижняя формирует зародышевый мешок (женский гаметофит), а остальные три клетки погибают.

Женская гаметофаза сначала проходит свободноядерную стадию: ядро функционирующей макроспоры симультанно многократно делится, образуя до 1000 протопластов. Затем между ядрами в центростремительном порядке образуются перегородки и из одиночных поверхностных клеток возникшего таким образом первичного эндосперма (женского заростка) развиваются 3—5 архегониев. Шейка архегония почти всегда состоит из двух клеток. В брюшке архегония ядро клетки делится и вокруг одного концентрируется цитоплазма. Таким образом возникает яйцеклетка, а отделившееся верхнее ядро скоро отмирает, и брюшная канальцевая клетка не образуется. Недоразвитие брюшной клетки напоминает некоторые эуспорангиатные папоротники, например *Orhioglossum*, где также нет ясно выраженной брюшной канальцевой клетки.

Под микропиле в нуцеллюсе имеется небольшая полость — пыльцевая камера. К моменту созревания архегониев края эндосперма начинают нарастать, образуя как бы углубление, в которое вступают шейки архегониев. Это углубление находится под пыльцевой камерой и носит название архегониальной камеры. Затем оболочка макроспоры над архегониями лопается, и архегониальная и пыльцевая камеры соединяются в одну полость.

На вершине ствола мужских особей у саговников образуются мужские шишки, достигающие 50—70 см длины. На оси шишки располагаются микроспорофиллы лопатчатой, клиновидной, продолговатой формы размером в 4—30 мм, с загнутыми кверху вершинами. На нижней стороне микроспорофиллов располагаются многочисленные микросорусы, каждый из которых состоит из 2—4 микроспорангиев. Последние сидят

на толстой ножке, развиваются по эуспорангиатному типу и вскрываются трещинкой на вершине. Внутри микроспорангиев в большом количестве формируются мелкие эллиптические микроспоры. Прорастание микроспор начинается еще внутри микроспорангия, причем образуются три клетки: проталлиальная, антеридиальная и вегетативная, которая, после того как микроспора попадет в микропиле семезачатка, принимает участие в образовании пыльцевой трубки, внедряющейся в ткань нуцеллюса. У саговников пыльцевая трубка не является проводником сперматозоидов, но служит в качестве гаустория, при помощи которого мужской гаметофит получает питание из нуцеллюса.

Опыление совершается при помощи ветра. Микроспоры из лопнувшего микроспорангия попадают через микропиле в пыльцевую камеру и здесь образуют пыльцевые трубки, прикрепляющие пыльцевые зерна к нуцеллюсу. В это время антеридиальная клетка делится, образуя клетку-ножку и спермагенную клетку. Последняя производит два крупных, до 300 мк высотой, кубаревидных сперматозоида, снабженных по спирали многочисленными короткими ресничками. Сперматозоиды «протискиваются» в небольшое отверстие пыльцевой трубки при ее основании и вплывают в архегониальную камеру вместе с жидким содержимым пыльцевой трубки. Отсюда они направляются к шейке архегония и проникают к яйцеклетке. При этом один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, а другой обычно погибает. Вегетативная, проталлиальная и клетка-ножка резорбируются.

Из зиготы развивается массивный зародыш. Зигота делится, образуя до 1000 свободных ядер. Нижняя часть оказывается всегда разделенной на клетки и составляет предзародыш, который дает начало не только зародышу, но и длинному многоклеточному подвеску, проталкивающему зародыш в глубь эндосперма.

Важно отметить, что пыльцевая трубка саговников еще не выполняет роли проводника сперматозоидов, что является признаком примитивным.

От древнейших голосеменных растений — семенных папоротников — саговники отличаются в основном лишь наличием шишек вместо рассеянно расположенных споролистиков. Однако и в этом признаке между саговниками и птеридоспермами нельзя провести резкой границы, поскольку у *Succas* макроспорофиллы шишек тоже не образуют, а группируются свободно на вершине ствола.

Поскольку в семенах саговников обычно имеется развитой зародыш, они в отличие от семенных папоротников и кордаитов являются настоящими семенными растениями. Однако у саговников (как и у гинкго) зародыш в семени часто раз-

вивается лишь после опадения семян. Таким образом, саговники показывают переход от семезачатковости к формированию семян на самом растении. Опадение женского стробила и рассеивание семян до полного развития в них зародыша наблюдается, например, у *Seratozamia*. В связи с этим семена саговников следует считать весьма архаичными.

Саговники обнаруживают и другие примитивные признаки, например, образуют большое число архегониев (до сотни у *Microsucas*), причем они располагаются не только под пыльцевой камерой, но и со всех сторон женской гаметофазы, что можно рассматривать как след свободного существования женского гаметофита.

Примитивно и развитие пыльцевой трубки, выполняющей роль гаустория, но не проводника мужских гамет; кроме основной пыльцевой трубки, развиваются еще и другие многочисленные гаустории, отходящие от этой основной трубки (это древнее явление наблюдается, например, у *Seratozamia*).

Клетка-ножка иногда отделяет до десятка клеток, из которых каждая порождает по два сперматозоида (всего до 20), как это наблюдалось у *Microsucas*, что также представляет явление древнее.

Архаично и образование саговниками сперматозоидов. Интересно отметить, что образование сперматозоидов у саговников было предсказано на основе теории развития русскими учеными П. Ф. Горяниновым и А. Н. Бекетовым за 10 лет до того, как их открыл японский ученый Икено (Ikano, 1897).

В общем саговники по своей архаичности еще недалеко ушли от семенных папоротников, с которыми имеют много общего и от которых, несомненно, берут свое начало. Однако они являют собой следующую ступень в филогенетическом развитии голосеменных растений.

Беннеттитовые (*Bennettitinae*). Беннеттитовые жили на Земле от триаса до верхнего мела.

Вегетативными органами беннеттиты были сходны с саговниками, но сильно отличались по своим репродуктивным органам, представленным обоеполыми (амфиспорангиатными) стробилами. Однако некоторые беннеттиты, например *Wielandiella*, обладали моноспорангиатными стробилами, которые по своему строению сильно отличались от стробил саговников.

Беннеттиты были представлены небольшими деревьями с колоновидными стеблями (*Williamsonia*); были и представители с клубневидными (*Cycadeoidea*) и с тонкими, почти от основания дихотомически ветвящимися стеблями (*Williamsoniella*). По листьям беннеттиты были трудно отличимы от саговников и семенных папоротников.

Стробилы беннеттитовых были пазушными и состояли из

толстой удлинённой конической оси, на которой снизу вверх последовательно располагались бесплодные кроющие листья, целиком одевавшие бутоны, за ними следовали в круговом расположении микроспорофиллы, которые обычно были перистыми, реже листовидными. На разветвлениях микроспорофиллов находились микроспорангии, сраставшиеся своими краями в синангии типа мараттиевых. Спорангии были толстостенными, как у эуспорангиатных папоротников. Центральную и верхнюю часть оси занимали многочисленные макроспорофиллы, имевшие вид цилиндрических стержней с одиночными прямыми семезачатками на концах. Семезачатки были одеты одним интегументом, вытянутым в длинную микропилярную трубку, которая проходила между защитными, стерильными, наверху грибовидно расширенными стержнями — рудиментарными семезачатками, чередовавшимися с плодущими макроспорофиллами. Эти рудиментарные семезачатки (стерильные макроспорофиллы), смыкаясь друг с другом, образовывали защитный покров для плодущих макроспорофиллов, что и приводило к своеобразной покрытосемянности у беннеттитов. Однако эта покрытосемянность совершенно иная, чем у покрытосеменных растений, у которых она достигается заключением семезачатков, а затем и семян в завязи пестика, образующей плод. Беннеттиты, не образывавшие пестика и плодов, но имевшие защитный покров, под которым оказывались их семена, хотя и относят к голосеменным растениям, подлинной голосемянностью не обладают, в связи с чем Криштофович (1941) предложил называть их «защищенносеменными».

Семезачатки беннеттитовых по строению были сходны с семезачатками саговников. В семезачатках, вероятно, имелась пыльцевая камера и, очень возможно, оплодотворение совершалось сперматозоидами.

Семена беннеттитовых были мелкими. Зародыш заполнял всю полость семени и обладал двумя семядолями, настолько толстыми, что для эндосперма не оставалось места. Отсутствие эндосперма совершенно необычно для голосеменных, его следует расценивать как явление прогрессивное, встречающееся лишь у покрытосеменных растений.

У разных беннеттитовых стробил находился на разных ступенях эволюционного развития. Можно полагать, что однополые стробилы *Wielandiella* и *Williamsonia* представляют низшую ступень развития по сравнению с обоеполыми стробилами остальных беннеттитов. У *Cycadeoidea* микроспорофиллы имели еще папоротникообразный облик, будучи сложноперистыми, но у *Williamsoniella* они были листовидными, сходными с тычинками современного покрытосеменного *Nymphaea*.

Близость беннеттитовых к семенным папоротникам и саговникам несомненна. Можно думать, что как саговники, так и беннеттиты восходят к семенным папоротникам типа наиболее примитивных медуллозовых. При этом дивергенция двух линий развития — саговников и беннеттитов — произошла очень рано: в одну сторону от семенных папоротников отошли формы с однополыми стробилами, образовавшие линию саговников, а в другую — растения с обоеполыми стробилами, произведшие линию беннеттитов. Однако возможно, что от семенных папоротников типа медуллозовых возникла одна линия развития, которая затем расщепилась на две — саговников с их однополыми стробилами и беннеттитов сначала с однополыми, а позднее с двуполыми стробилами. Возникновение обоеполых стробилов следует считать признаком прогрессивным, поскольку такого рода строение обеспечивало возможность не только перекрестного опыления, но и «запасного» самоопыления (Козо-Полянский, 1965).

Защищенность семезачатков и обоеполость стробилов у беннеттитовых породили мысль о возможности происхождения покрытосеменных растений от беннеттитовых или по крайней мере от беннеттитоподобных растений. Полагали при этом, что и беннеттиты, и покрытосеменные могли иметь общего предка. Эта точка зрения была положена в основу системы покрытосеменных Галлиром (Hallier, 1893, 1912), Бэсси (Bessey, 1893) и воспринята рядом современных систематиков. Процесс постепенного перехода от беннеттитоподобных предков к покрытосеменным описали английские ученые Арбер и Паркин (Arber and Perkin, 1907), создавшие так называемую стробильную теорию происхождения цветка покрытосеменных растений, а вместе с тем и самих покрытосеменных.

В своем дальнейшем развитии беннеттиты связываются не только с покрытосеменными растениями, но и с особой группой «голосеменных» растений, которая получила название оболочкосеменных (*Chlamydospermidae*).

Оболочкосеменные (*Chlamydospermidae*). Оболочкосеменные — современные растения. В ископаемом состоянии неизвестны; лишь пыльца эфедры встречается в третичных отложениях Евразии.

Эти растения представлены тремя родами, которые образуют три отдельных семейства, включаемые в три самостоятельных подкласса:

1. Эфедровые (*Ephedrinae*) с единственным родом *Ephedra*.

2. Вельвичиевые (*Welwitschiinae*) с одним монотипным родом *Welwitschia*.

3. Гнетовые (*Gnetinae*) также с одним родом *Gnetum*.

Хотя представители этих родов по внешности очень различны, однако они составляют единую естественную группу, что позволяет объединить их в один класс.

Общие для этих трех родов признаки: 1) супротивное листорасположение; 2) наличие во вторичной древесине сосудов; 3) отсутствие смоляных каналов; 4) дихазальное ветвление собраний стробилов; 5) наличие похожего на околоцветник покрова вокруг стробилов; 6) признаки прошлой обоеполости стробилов; 7) длинные микропилярные трубки; 8) двусемядольные зародыши; 9) сильная редукция мужского гаметофита; 10) редукция и своеобразное строение женского гаметофита.

Эфедровые включают в себя около 40 видов, представленных обычно сильно ветвистыми кустарниками.

Внешностью своей эфедра отчасти напоминает хвощи и австралийские казуарины (последние являются покрытосеменными). Произрастает эфедра в засушливых и пустынных областях, встречается на юго-востоке Европейской части СССР, в Сибири и Средней Азии.

Эфедра — растение, как правило, двудомное, реже однодомное. Органы воспроизведения представлены стробилами, обычно однополыми, но есть вид — *Ephedra intermedia*, для которого характерны стробилы двуполые. Это дает основание предполагать, что исходным у эфедры был стробил амфиспорангиатный.

Мужской стробил шаровидный, состоит из короткой оси с 2—8 парами супротивных кроющих листьев. Нижние 1—2 пары листьев бесплодны, в пазухах остальных расположены элементарные микростробилы, каждый из которых состоит из микроспорофилла, несущего на своей верхушке от 1 до 8 микроспорангиев. Основание микроспорофилла окружено двумя небольшими чешуевидными листочками, которые можно рассматривать как покроволистки (околоцветник), соответствующие околоцветнику покрытосеменных растений. Всю шишку (стробил) эфедры можно, таким образом, рассматривать как соцветие, каждый цветок которого обладает одной тычинкой (одним микроспорофиллом), несущей несколько микроспорангиев и одетой двучленным околоцветником.

Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой расположено несколько супротивных пар чешуек (4 и более) и одиночный верхушечный семезачаток, окруженный особым толстым и мясистым мешочкообразным покровом — «околоцветником», иногда неправильно называемым «внешним интегументом». Последний закладывается в виде двух бугорков, которые скоро срастаются, окружая семезачаток. Таким образом, «околоцветник» женского «цветка» состоит из двух листочков, как и «околоцветник» мужских «цветков».

Женский стробил эфедры можно рассматривать как сложную шишку, состоящую из нескольких элементарных стробилов, причем нижние стробилы стерилизовались и от них остались лишь чешуи. Только в пазухе самой верхней чешуи сохранился полностью макростробил — длинная ось, несущая на своей вершине семезачаток с внешним покровом — «околоцветником» из двух сросшихся листочков.

Тело семезачатка покрыто «внутренним» интегументом (единственным настоящим интегументом, так как «внешний» интегумент ничего общего с истинным интегументом не имеет — это покровные листочки), вытянутым в верхней части в длинную микропилярную трубку — тубулюс. Тело семезачатка на верхушке имеет пыльцевую камеру, образующуюся благодаря разрушению его верхней части, в результате чего обнажается вершина женской гаметофазы и выступают архегонии с их длинными шейками, состоящими из 32 и более клеток. Брюшная канальцевая клетка не образуется, но ядро ее возникает без образования перегородки между ним и ядром яйцевой клетки.

Среди клеток нуцеллюса возникает лишь одна женская археспориальная клетка; из 4 макроспор, производимых ею, в женский гаметофит развивается лишь одна (халазальная).

В микроспорангиях образуется большое число эллипсоидальных микроспор. В результате нескольких повторных делений ядра микроспоры производят по одной проталлиальной клетке, одно ядро второй проталлиальной клетки, антеридиальную клетку и вегетативное ядро (ядро пыльцевой трубки). Антеридиальная клетка затем делится на клетку-ножку и спермагенную клетку. В этой стадии микроспора служит для опыления. При этом микроспора улавливается опылительной каплей микропилярной трубки и засасывается с нею в пыльцевую камеру, где развивает пыльцевую трубку. В нее вступает спермагенная клетка, где делится, образуя два спермия. Пыльцевая трубка растет вертикально, проходит через шейку архегония и доводит находящиеся внутри нее спермии до яйцеклетки. У эфедры, таким образом, пыльцевая трубка служит проводником спермиев, а не гаусторием, как у саговников.

Один из спермиев сливается с яйцеклеткой архегония и производит оплодотворение, другой спермий, по-видимому, погибает. Но иногда при оплодотворении у эфедры происходит слияние второго спермия с брюшной канальцевой клеткой (ее ядром), например у *Ephedra fragilis campylopoda*, в результате чего образуется питательная ткань, напоминающая эндосперм покрытосеменных. Таким образом, имеет место процесс как бы двойного оплодотворения.

Зигота делится на 8 свободных (голых) протопластов,

каждый из которых дает начало отдельному зародышу на однорядном подвеске. Из зародышей развивается лишь один, а остальные дегенерируют.

По строению своих элементарных мужских шишек эфедра близка к кордаитам и гинкго, в строении же семезачатков имеет много общего с беннеттитам, в частности, микропиллярные трубки типа тубулюса есть и у семезачатков последних.

По строению семезачатка и ходу опыления (опыление не только ветровое, но и при помощи насекомых, например, у *Ephedra campylopoda*), по наличию у некоторых видов (*E. intermedia*) обоеполых стробилов и строению элементарных стробилов, а также по процессу оплодотворения в виде перехода от древнего гаусториального типа к векторному эфедра обнаруживает, с одной стороны, родственные связи с кордаитами и беннеттитам, а с другой — несет и черты более прогрессивные, позволяющие проводить некоторую параллель между эфедрой и покрытосеменными растениями. В процессах, уклоняющихся от нормального оплодотворения, и в наличии обоеполых шишек с центральным семезачатком можно видеть начало двойного оплодотворения и вторичного эндосперма, а в строении элементарных стробилов — прообраз цветка покрытосеменных.

По происхождению эфедра ближе всего к беннеттитовым, поскольку лишь у последних имелись обоеполые стробилы и поскольку семезачатки эфедры наиболее близки по строению к семезачаткам беннеттитовых.

Подкласс в е л ь в и ч и е в ы е (*Welwitschiinae*) представлен единственным современным видом *Welwitschia mirabilis*, который произрастает в бесплодных каменистых пустынях Анголы и Юго-Западной (тропической) Африки. Это деревокарлик с очень длинным и мощным корнем, достигающим грунтовых вод. Стебель представлен подсемедольным коленом, которое едва поднимается над землей (самое большее до 45 см, обычно меньше), но диаметр его доходит до 1,2 м. Верхушка стебля седловидно двулопастная, несущая по краям лопастей по гигантскому листу, достигающему в длину 2—3 м. Листья имеют неограниченный рост при своем основании на протяжении всей жизни растения, которая длится около столетия. Листья лентовидные, цельные, вечнозеленые, на концах постепенно отмирающие.

Спороносные ветви, возникающие в пазухах листьев, многократно ложновильчатые (по типу дихазия), длиной в несколько сантиметров. Они несут супротивные чешуи и мужские и женские шишки небольшой длины (около 1 см). Растение двудомное.

Мужские шишки собраны группами и располагаются на

верхушках дихотомических разветвлений общей оси, выходящей из пазухи листа. На оси мужской шишки парами друг над другом расположены кроющие листья (чешуйки) с правильным чередованием крест-на-крест, так что вся мужская шишка построена из 4 рядов чешуек. В пазухе каждой чешуйки находится собрание микроспорофиллов, окруженных 4 крест-на-крест расположенными чешуйками, составляющими 4-членный «околоцветник», а весь «цветок» состоит из такого «околоцветника» и 6 тычинок (микроспорофиллов), срастающихся своими основаниями в трубку. Каждый микроспорофилл несет вверху по 3 спорангия, в которых образуются одетые двумя оболочками микроспоры, развивающиеся при прорастании по 3 ядра: крупное ядро пыльцевой трубки, спермагенное ядро меньшего размера и совсем маленькое ядро — проталлиальное. Клетки внутри микроспор не образуются, возникают только ядра.

Центр мужского «цветка» (элементарного стробила) занят рудиментарным семезачатком с хорошо развитым нуцеллюсом, но без археспория, и с вытянутой в длину микропилярной трубкой типа тубулюса.

Женские шишки, как и мужские, собраны группами и сидят на конечных ответвлениях общей оси. Каждая отдельная шишка состоит из оси, на ней в 4 ряда тесно располагаются чешуйки — кроющие листья, в пазухах которых сидит по одному элементарному женскому стробилу — «цветку». Его «околоцветник» состоит лишь из двух сросшихся чешуек, окружающих семезачаток (макроспорофилл) и рассматриваемых (неправильно) как наружный интегумент. Семезачаток состоит из нуцеллюса, окруженного внутренним (истинным) интегументом, вытянутым вверху в длинную микропилярную трубку. Она оканчивается воронковидным расширением, улавливающим микроспоры.

В нуцеллюсе обычным путем образуются 4 макроспоры, но лишь из нижней развивается женский гаметофит, на котором, однако, архегонии не возникают. Женская гаметофаза при своем образовании проходит свободноядерную стадию, позже между ядрами возникают перегородки, что приводит к образованию в верхней половине заростка клеток с 2—3 ядрами, а в нижней его части — с многими ядрами (до 12 на клетку). Хотя архегониев нет, но их как бы заменяют некоторые клетки верхней части гаметофазы, предварительно эти клетки становятся одноядерными благодаря слиянию своих ядер. Эти заменяющие архегонии клетки образуют выросты в виде особых проталлиальных трубок, растущих навстречу пыльцевым трубкам типа векторов, развивающимся из микроспор. В это время спермагенная клетка каждой микроспоры образует по два спермия, передвигающиеся внутри пыльце-

вой трубки. Пыльцевые трубки соприкасаются с проталлиальными, и содержимое последних изливается внутрь пыльцевых трубок, где и происходит оплодотворение. Пока этот процесс совершается, клетки нижней части гаметофазы, сделавшись одноядерными в результате слияния своих ядер, начинают усиленно делиться, образуя своего рода вторичный энлосперм, принимающий участие в питании развивающегося зародыша.

У вельвичии при делении зиготы свободноядерная стадия отсутствует: сразу же между дочерними протопластами возникают перегородки. Первое деление зиготы дает клетку подвеска и клетку, из которой развивается зародыш и ряд клеток, его окружающих и присоединяющихся к подвеску.

Положение вельвичии в системе остается неясным, хотя наиболее очевидны связи этого растения с беннеттитовыми (утраченная обоеполость стробилов вельвичии), с другой стороны, имеются данные о связи ее с кордаитами (по сходству листьев). В строении мужских и женских шишек наблюдаются особенности, напоминающие покрытосеменные (появление околоцветника вокруг микро- и макроспорофиллов).

Итак, вельвичия как в организации вегетативной сферы, так и в сфере репродуктивной являет признаки упрощения, поскольку листья ее представляют, по-видимому, уплощенные черешки, а репродуктивные органы несут следы былой обоеполости, утратили архегонии, заменив их проталлиальными трубками, утратили также подвижность мужских гамет, образуя вместо сперматозоидов спермий.

Подкласс *гнетовые* (*Gnetinae*) представлен одним родом, насчитывающим около 40 видов, распространенных в тропических лесах Азии, Америки и Африки. Эти растения в большинстве высокие лианы, в меньшинстве — деревья и кустарники. Внешним своим видом они сходны с двудольными покрытосеменными. Листорасположение и ветвление супротивные. Листья крупные, черешковые, цельные и цельнокрайные, вечнозеленые, такие, как у многих двудольных покрытосеменных. Растения двудомные, но в мужских стробилах встречаются женские спорангии, а в женских — микроспорофиллы (в качестве рудиментов).

Мужские стробилы сережковидные. На оси стробила располагаются мутовками микроспорофиллы, которые на верхушке заканчиваются двумя (у *Gnetum gnemon*), четырьмя микроспорангиями, иногда более или менее срастающимися между собой. Каждый микроспорофилл окружен покровом («околоцветником»), образованным двумя сросшимися листочками и имеющим вид опрокинутой усеченной пирамиды. Такого рода образование, состоящее из «околоцветника» и

«тычинки» (микроспорофилла) с двумя микроспорангиями («пыльниками»), представляет собой элементарный микро-стробил, или «цветок». Эти «цветки» располагаются мутовками на оси сложного сережковидного стробила, причем каждый элементарный микростробил сидит в пазухе особой чешуи (кроющего листа).

Следует отметить, что в верхней части сложного мужского стробила над элементарными микростробилами помещается один ряд стерильных макростробилов, в семезачатках которых иногда обнаруживаются развившиеся макроспоры, причем в некоторых случаях макроспоры даже прорастают и образуют женский гаметофит, обычно, однако, не достигающий полного развития. Впрочем, известны случаи образования семян в такого рода макростробилах, развившихся в сложном мужском стробиле.

Женские шишки имеют вид удлиненной сережки. На ее оси крест-на-крест располагаются в большом числе пары кроющих листьев (чешуй), причем последние в парах сращены между собой в общие чашевидные вместилища. В пазухах кроющих чешуй (листовых пар) расположены мутовками элементарные женские стробилы, каждый из которых представляет собой семезачаток с тремя покровами. Наружный покров соответствует, по-видимому, цветочному покрову («околоцветнику»), а сам элементарный стробил — «цветку». Семезачаток имеет нуцеллюс, одетый внутренним интегументом, продолженным в длинную микропилярную трубку — тубулюс (как у эфедры и вельвичии), и интегументом внешним. В нуцеллюсе формируются четыре макроспоры, из которых три отмирают и лишь одна прорастает, образуя женский гаметофит, который при своем возникновении проходит свободно-ядерную стадию и принимает вид тувельки с верхней расширенной и нижней суженной частью. В нижней части гаметофита благодаря образованию перегородок между ядрами формируются клетки, верхняя же часть его продолжает оставаться свободноядерной. Около некоторых ядер, однако, концентрируется цитоплазма и таким образом возникают голые протопласты, которые оказываются способными к оплодотворению, т. е. являются яйцеклетками. Архегонии не образуются.

Мужские спорангии у гнетума содержат шаровидные микроспоры с диаметром в 12—18 мк. Зрелые мужские споры содержат в себе по 3 голые клетки: клетку пыльцевой трубки, спермагенную клетку, производящую 2 спермия, и клетку заростка (проталлиальную).

Попав на микропиле (путем переноса ветром или насекомыми), микроспоры втягиваются высыхающей жидкостью внутрь семезачатка и прорастают в ямке на вершине нуцел-

люса в пыльцевую трубку; последняя проходит в ткань нуцеллюса и достигает одной из нескольких голых клеток (свободных протопластов), любая из которых способна к оплодотворению. Пыльцевая трубка доставляет к такого рода свободному протопласту (яйцеклетке) два спермия, один из которых с ним сливается. Второй спермий может оплодотворить соседний голый протопласт, и тогда зиготы возникают парами. Хотя зигот в семезачатке может возникать несколько, но развивается лишь одна, образуя зародыш с двумя семядолями.

После оплодотворения и верхняя часть гаметофазы делится перегородками, и вся она заполняется тканью, внутри которой и развивается зародыш. Таким образом и у гнетума появляется вторичный эндосперм, который, однако, не имеет гибридного характера, как и у вельвичии.

Предками гнетовых были, по всей вероятности, семенные папоротники типа медуллозовых. С другой стороны, гнетовые, несомненно, близки и к беннеттитовым (особенно к *Williamsoniella*), поскольку предки гнетовых обладали, очевидно, обоеполыми стробилами, что доказывается наличием в их раздельнополых стробилах рудиментов другого пола. Сходны гнетовые с беннеттитовыми и по строению семезачатков с их длинными микропилярными трубками — тубулюсами. Главное отличие гнетовых от беннеттитовых в отношении гаметофазы состоит в том, что гнетовые утратили архегонии, приобретая некоторые черты покрытосеменных растений. Родственные связи гнетовых обнаруживаются не только с беннеттитовыми, но также и с саговниками, в частности с *Palaeosucas*, для которого характерны цельные перистонервные листья. Наиболее вероятно, что гнетовые, как и все оболочкосеменные, происходят от предков, общих с беннеттитовыми.

Несмотря на резкое габитуальное различие между родами оболочкосеменных, последние все же имеют достаточно общего, чтобы считать их единой естественной группой.

Дихазиальное ветвление собраний стробилов, характерное для оболочкосеменных встречается только у этой группы современных голосеменных, а среди ископаемых — лишь у некоторых беннеттитовых, именно у *Wilandiella angustifolia*. Характерные для оболочкосеменных микропилярные трубки имелись лишь у беннеттитовых и у некоторых семенных папоротников, от которых ведут свое начало беннеттиты. Сходство в строении обнаруживают семезачатки оболочкосеменных и беннеттитовых, в особенности ясно это сходство выступает у рода гнетум. Мужской стробил вельвичии с его центральным рудиментарным семезачатком и кольцом сросшихся своими основаниями микроспорофиллов морфологи считают возможным выводить из значительно более примитивных обоеполых

стробилов беннеттитовых. По существу стробил вельвичии представляет собой сильно редуцированный и упрощенный стробил беннеттитовых. Можно представить возникновение стробила вельвичии путем уменьшения числа макроспорофиллов в обоеполом стробиле беннеттитовых до одного при редукции и срастании микроспорофиллов. Покроволистки характерны как для стробилов беннеттитовых, так и для стробилов оболочкосеменных, хотя у последних они и сильно изменены. Все эти данные приводят к заключению, что группа оболочкосеменных является естественной и притом родственной беннеттитовым.

Некоторые черты сходства с покрытосеменными следует толковать в том смысле, что как покрытосеменные, так и оболочкосеменные имели общего предка в виде каких-то беннеттитоподобных форм и затем развивались параллельно.

Хвойноподобные, или шишконосные (Coniferopsida)

Кордаитовые (Cordaitinae). Кордаиты — вымершая группа голосеменных растений, жившая с верхнего девона до триаса. Наиболее достоверны остатки кордаитов из нижнего карбона; в верхнем карбоне кордаиты достигли расцвета, участвуя в образовании обширных лесов. В верхней перми кордаиты начинают угасать и к концу триаса совершенно исчезают.

Кордаиты были крупными, стройными деревьями облика современных хвойных, особенно походили на некоторые крупнолистные формы рода *Agathis*. Они достигали в высоту 30 м и в поперечнике 1 м. Раскидистая крона была покрыта ланцетными, линейными (иногда веерообразными), очередно расположенными листьями. У одних видов кордаитов листья не превышали в длину 3—4 см, у других достигали метра при ширине в 20 см. В базальной части листа жилки дихотомически ветвились, но это ветвление было выражено весьма слабо и в общем жилкование можно считать параллельным с равноценными жилками. По структуре древесины кордаиты были сходны с хвойными, но у некоторых была сильно развита сердцевина, напоминая в этом отношении саговники.

Кордаиты — растения двудомные и однодомные. Органы спороношения представлены сложными сережковидными стробилами, состоявшими из элементарных шишечек до 1 см длины, целое же сережковидное образование (сложный стробил) достигало 30 см.

Мужские элементарные стробилы состояли из довольно толстой оси и многочисленных спирально располагавшихся на ней стерильных в базальной части и спороносных в верхней части листочков. Последние (микроспорофиллы) были стерж-

невидными и уплощенными и несли на своих концах по 2—5 удлинённых микроспорангиев, содержащих микроспоры величиной до 90 мк. Экзина, окружавшая интину, образовывала большой воздухоносный мешок. Это свидетельствовало о том, что кордаиты были растениями ветроопыляемыми.

Элементарные шишечки женских стробилов также состояли из утолщенной конической оси, на которой по спирали сидели бесплодные листья-чешуи и спорангиеносцы с одиночными или парными семезачатками на концах (т. е. макроспорофиллы). Семезачатки имели один интегумент, вытянутый в длинную микропилярную трубку (некоторое сходство с беннеттитовыми). Элементарные стробилы и в мужских и в женских стробилах сидели в пазухах кроющих чешуй.

Женская гаметофаза была сходна с гаметофазой современных голосеменных растений, обладающих пыльцевой камерой, представляя собой массивное многоклеточное тело с двумя архегониями в верхней части, причем между ними, как и у гинкго, образовывался конический вырост. В пыльцевой камере были найдены микроспоры. Пыльцевые трубки обнаружены не были, предполагается, что оплодотворение совершалось при помощи сперматозоидов, которые, однако, тоже не были найдены.

Зародыши в семенах кордаитов не известны. Развитие зародыша в семенах, вероятно, начиналось лишь после высеивания семезачатков из шишек.

Микроспоры кордаитов прорастали в мужской гаметофит, находясь еще внутри микроспорангия. Он был многоклеточным и оставался внутри микроспоры, в полости которой находилась одна большая антеридиальная клетка, окруженная слоем проталлиальных клеток. Из антеридиальной клетки, вероятно, возникали спермагенные клетки, дававшие начало предполагаемым сперматозоидам. Число клеток мужского гаметофита у кордаитов было больше, чем у каких-либо современных голосеменных растений.

Кордаиты — самая древняя группа растений среди шишконосных. В соответствии с древностью находятся и многие их примитивные признаки: многоклеточное строение мужской гаметофазы; оплодотворение сперматозоидами (предполагаемое); сложное строение семезачатка, указывающее на его происхождение из группы спорангиев; листья и спороносящие органы, представляющие собой уплощенные теломы, и др.

По всей вероятности, кордаиты являются потомками семенных папоротников (Тахтаджян, 1956), поскольку и у тех и у других семезачатки построены по одному плану, они сходны также по строению древесины и по наличию переходных форм между ними.

Кордаиты в свою очередь дали начало гинкговым и хвойным.

Гинкговые (*Ginkgoinales*). В наше время гинкговые представлены всего одним видом *Ginkgo biloba*. В дикорастущем состоянии этот вид встречается только в горах Западного Китая, но с давних времен культивируется в Китае в районах с умеренным климатом. Позднее он стал культивироваться в Японии, а в 1727 г. был ввезен в Западную Европу, где стал выращиваться в ботанических садах и парках. У нас гинкго разводят в открытом грунте в Крыму и на Кавказе.

В Китае и Японии гинкго достигает роста 40 м при 4,5 м в обхвате ствола. Растение это ветвится, образует густую пирамидальную крону и на своих побегах несет листья на черешках с вееровидной, большей частью двулопастной пластинкой. Жилкование листьев дихотомическое.

Начало развития гинкговых относится к палеозою. Из верхнего девона и из перми известен представитель гинкговых *Psugmorphyllum*, ископаемые листья которого, как пишет Козо-Полянский, с равным правом могут быть отнесены и к кордаитам. Типичные гинкговые появляются в верхнем карбоне (род *Dichorphyllum*) и в нижней перми (род *Sphenobaiera*), но листья гинкговых известны уже из верхнего девона (род *Ginkgophyllum*). Род *Ginkgo* возник, по-видимому, лишь в верхнем триасе, когда были широко распространены представители рода *Baiera*, во многом сходные с *Ginkgo*.

Временем наибольшего расцвета гинкговых был юрский период, в нижнем мелу число гинкговых сильно сокращается, а в третичное время остается, по-видимому, лишь вид *Ginkgo adianthoides*, близкий к современному *Ginkgo biloba*.

Гинкго образует двоякого рода побеги: длинные, с неограниченным ростом и с рассеянными на них листьями, и короткие, с ограниченным ростом и со скученными листьями.

Микроспорангии возникают на коротких побегах и собраны в стробилы, вырастающие из пазух листьев и имеющие вид сережек. На оси последних на длинных ножках сидят спорангии, обычно по два. Ножка со спорангиями является микроспорофиллом (тычинкой). Интересно отметить, что иногда микроспорангии сидят на листьях, подобно тому как это бывает у некоторых саговниковых.

Лодочковидные микроспоры длиной в 25—30 мк воздушных мешков не образуют. Они, как и у саговников, начинают прорасти еще внутри микроспорангия. Сначала отчленяется маленькая проталлиальная клеточка, скоро разрушающаяся, затем вторая проталлиальная клетка, долго сохраняющаяся, и после третьего деления образуются крупные антеридиальная клетка и клетка пыльцевой трубки. В таком трехклеточном состоянии микроспоры высеиваются через продольную трещи-

ну в микроспорангии и переносятся ветром на микропиле семезачатков.

Элементарные женские спороношения имеют вид цилиндрических стержней, вильчато раздвоенных наверху, причем вверху каждого развилка возникает по одному семезачатку. Все это образование представляет собой женский стробил. Каждый семезачаток при основании окружен особым воротничком, который некоторыми принимается за гомолог купулы семенных папоротников. Иногда воротничок принимает форму листа с семезачатком на нем, что позволяет видеть в воротничке гомолог не купулы, а макроспорофилла. Вильчато раздвоенные стержни следует считать за спорангиеносцы, на вершине которых сидят два макроспорофилла с одним семезачатком (макроспорангием) на каждом. Макростробилы, как и микростробилы, сидят на верхушках коротких побегов, в пазухах зеленых листьев.

Семезачаток гинкго одет одним толстым интегументом с длинной узкой микропилярной трубкой. В верхней части он образует пыльцевую камеру в результате расплывания клеток нуцеллюса под микропиле. Несколько ниже в нуцеллюсе возникает материнская клетка макроспор, производящая путем редукционного деления ядра 4 макроспоры. Три верхние скоро отмирают, а нижняя путем свободоядерного деления прорастает в женскую гаметофазу, образуя сначала сотни голых протопластов. Затем у них центростремительно идет образование стенок. При своем развитии женская гаметофаза разрушает большую часть нуцеллюса. Под пыльцевой камерой женская гаметофаза обнажается, и два образовавшихся архегония приходят в соприкосновение с архегониальной камерой. Каждый архегоний состоит из яйцеклетки, двух шейковых клеток и недолговечной канальцевой брюшной клетки.

Микроспора, попав на микропиле семезачатка, втягивается в пыльцевую камеру и прорастает там в пыльцевую трубку, которая внедряется несколькими отрогами в стенку пыльцевой камеры, состоящей из ткани нуцеллюса. Пыльцевая трубка представляет собой гаусторий и служит для прикрепления и питания мужской гаметофазы, но не для проведения мужских гамет.

Развитие мужского гаметофита продолжается в пыльцевой камере: антеридиальная клетка делится на клетку-ножку и спермагенную клетку. Последняя делится, производя два сперматозоида, сильно напоминающих сперматозоиды саговников. Каждый из них достигает размера в 80 мк и несет на себе по восходящей спирали многочисленные короткие реснички. Ко времени оплодотворения кончик гаустория поворачивается в сторону архегониальной камеры и освобождает в нее свое содержимое, причем сперматозоиды плавают в архе-

гониальной камере, входят в архегонии и оплодотворяют содержащиеся в них яйцеклетки. Оплодотворение обычно совершается уже после опадения семезачатка, т. е. на почве, где и происходит развитие зародыша, не проходящего стадии покоя. Впрочем, известны случаи формирования зрелых семян на спорофите. Таким образом, развитие семезачатка в семя у гинкго стоит на полпути от нетипичных семян, как у кордаитов (т. е. без зародышей), к типичным, как у хвойных и других подлинных семенных растений.

Зрелое семя гинкговых сходно с семенами саговниковых. Оно имеет сочный наружный слой, а средний слой состоит из каменистых клеток. Зародыш семени гинкго также сходен с зародышем у саговников. Семя гинкго эллипсоидальное по форме, около 2,5 см длины, обладает двумя толстыми семядолями, остающимися при прорастании внутри семени, для которого характерен сильно развитый эндосперм (съедобный).

Гинкго сходен с саговниками и по ряду других признаков: строению семезачатков и архегониев, развитию мужского гаметофита, процессу оплодотворения, наличию сперматозоидов и их строению. Следует подчеркнуть, что и у гинкго, и у саговников семя не всегда созревает на спорофазе, а опадает с растения еще до образования зародыша, формирование которого происходит уже на почве.

Стробилы у рода *Baiera* были примитивнее, чем у гинкго. Микроспорофиллы *Baiera* сидели в большом числе на оси микростробила, образуя на конце по 6—7 микроспорангиев. Этот сорус имел звездчатую форму, напоминая сорусы некоторых семенных папоротников. Таким образом, у рода *Baiera* имелись общие признаки с семенными папоротниками, что говорит о родстве гинкговых с ними.

Большое сходство гинкговые обнаруживают и с кордаитами. Б. М. Козо-Полянский отмечает, что «без спороношений гинкговые не отличимы от кордаитовых». Некоторые ископаемые листья из девона могут быть с одинаковым правом отнесены и к гинкго, и к кордаитам.

Предками гинкговых обычно считают кордаитовые. Однако более примитивная организация женских спороношений у гинкговых (отсутствие обособленных стробилов, теломный характер женского спорангиеносца) позволяет считать, что гинкговые и кордаитовые произошли от общего ствола, восходящего к семенным папоротникам, и развивались параллельно.

Следует отметить и черты сходства гинкговых с хвойными: подобно им, гинкго обладает двумя родами побегов — длинными, верхушечными, с рассеянными на них листьями и многочисленными боковыми, короткими, с пучком листьев на вершине. При этом в анатомическом отношении длинные и

короткие побеги очень различны. Длинные побеги имеют относительно слабо развитую сердцевину и кору и сильно развитую древесину (твердую), напоминая строение стебля хвойных. Короткие побеги, наоборот, обладают более мягкой и слабо развитой древесиной и лучше развитыми сердцевинной и корой, напоминая строение стебля саговников. Сходство гинкго с хвойными особенно отчетливо выражается в строении главного стебля: сердцевина у гинкго развита слабо и кора значительно тоньше, чем у цикадовых, и сходна с корой хвойных. Сильно развитая вторичная древесина гинкго напоминает вторичную древесину хвойных: она построена из трахеид с окаймленными порами.

В различных органах гинкговых (в сердцевине, коре, в корнях, листьях, в спорангиях) весьма обильны секреторные клетки и полости, которые можно сравнить со слизевыми ходами саговников и со смоляными ходами хвойных. У гинкго, как и у хвойных, проводящий цилиндр стебля представлен эндархной эустелью, что также сближает гинкго с хвойными.

Хвойные (Coniferales). Среди голосеменных хвойные — наиболее многочисленные и распространенные растения. Они насчитывают около 600 видов, объединяемых в 8 семейств с 55 родами, играя значительную роль в растительном покрове земного шара. Распространены хвойные главным образом в северном полушарии. Однако и в южном полушарии хвойных довольно много, они сосредоточены в умеренных областях, где образуют, как и в северном полушарии, большие леса. В тропических областях на равнинах хвойные почти отсутствуют, но встречаются в горах, где также образуют леса и участвуют в растительном покрове в виде примеси к другим лесным породам.

Все хвойные — многолетние растения, деревья или кустарники, с игольчатыми или чешуевидными листьями, но у ряда представителей листья ланцетные или широколанцетные (агатис, араукария) или даже широкие, очень крупные, как, например, у *Podocarpus wallichianus*, у которого достигают в длину 12,5 см при ширине в 3,5 см. Узкие листья хвойных обладают обычно лишь одной жилкой, широкие листья несут многие равноправные жилки.

Хвойные появились в карбоне. Ископаемые их остатки (древесина, женские шишки, чешуи, микроспоры) встречаются начиная с верхнего карбона. В нижней перми хвойные уже играли значительную роль в растительном покрове северного полушария, наибольшего же расцвета они достигли в верхней юре и в особенности в нижнем мелу. В мезозое образовались два центра распространения хвойных: один в южном полушарии со средоточением семейств *Agasiciaceae* и *Podocarpaceae*, другой — в северном, где были широко распростра-

нены представители семейств Pinaceae, Taxodiaceae, Taxaceae.

Среди хвойных встречаются наиболее крупные деревья. Таковы, например, калифорнийская секвойя (*Sequoia sempervirens*), достигающая в высоту 100 м при толщине ствола в 10 м; болотный кипарис (*Taxodium mucronatum*), произрастающий в Южной Мексике, толщина ствола которого достигает 16 м, и др.

У одних хвойных образуются одинаковые побеги со спиральным листорасположением (тиссовые, араукариевые), у других — побеги двух родов, удлиненные и укороченные (*Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus*, *Pinus* и др.).

Большинство хвойных — растения вечнозеленые, но встречаются и листопадные, например лиственница (*Larix*).

Анатомическое строение хвойных, как уже упоминалось, сходно с таковым гинкго и кордаитов. Проводящий цилиндр хвойных представлен эндархной эустелью.

Большинство хвойных — растения однодомные, реже — двудомные. Спорофиллы у большинства хвойных собраны в шишки (стробилы), всегда раздельнополые (только в очень редких случаях как аномалия наблюдается образование обоеполых шишек, например у некоторых лиственниц, сосен).

Мужские шишки обычно расположены в пазухах листьев побега, реже они верхушечные (например, у кипарисовых). Они имеют удлиненную ось, на которой расположены микроспорофиллы, причем между последними бесплодных чешуй обычно нет. Исключение представляет род *Nothotaxus*, в мужских стробилах которого спорофиллы перемежаются с бесплодными чешуями. Микроспорофиллы обычно несут на нижней поверхности по 2—15 спорангиев.

У многих хвойных наблюдается редукция микроспорофиллов вплоть до сохранения лишь одного, который при этом часто занимает верхушечное положение. Подобное можно наблюдать, например, среди подокарповых. В этом случае нижние микроспорофиллы стробила становятся стерильными и окружают побег в виде чешуек.

Форма микроспорофиллов весьма различна и характерна для рода. Исходным было их радиальносимметричное строение, как у кордаитовых и гинкговых, позднее возникли дорсивентральные микроспорофиллы типа сосновых. Наиболее примитивные радиальносимметричные микроспорофиллы имеются у древнего семейства *Cephalotaxaceae*. У наиболее примитивных микроспорофиллов *Cephalotaxus* и *Austrotaxus* микроспорангии расположены, как у гинкго, т. е. они висячие. От микроспорофилла типа *Cephalotaxus* с висячими, как у гинкго, микроспорангиями произошли щитовидные (пельтатные) микроспорофиллы типа *Nothotaxus* и *Taxus*, где верхушечная часть расширяется и уплощается, образуя щиток.

Пельтатные микроспорофиллы, защищая своим щитком микроспорангии, имели преимущество перед висячими. Появление пельтатных микроспорофиллов было шагом вперед в приспособительной эволюции. Дорсивентральный тип микроспорофилла возник из щитовидного путем редукции верхних или брюшных (адаксиальных) микроспорангиев.

Этот переход от щитовидной формы микроспорофилла к дорсивентральной можно проследить на примере *Larix*, у которой наряду с нормальным микроспорангием закладываются еще два рудиментарных. Сначала, когда все они примерно одинаковых размеров, вся структура имеет более или менее щитовидную форму. Однако с полным развитием нижнего (абаксиального) микроспорангия два рудиментарных редуцируются, превращаясь в смоляную полость, в силу чего микроспорофилл становится дорсивентральным. Подобный переход от щитовидной формы микроспорофилла к дорсивентральной можно видеть и у *Pseudotsuga*, что ясно доказывает происхождение дорсивентральных микроспорофиллов хвойных от форм щитовидных.

В микроспорангиях у хвойных развиваются многочисленные спорогенные клетки, окруженные тапетумом, который при созревании расплывается в периплазмодий.

Мужская гаметофаза хвойных эволюционно значительно более продвинута по сравнению с таковой у кордаитовых и птеридоспермов, поскольку многоклеточная гаметофаза, характерная для этих групп растений, у хвойных редуцируется. Так, у араукариевых мужской гаметофит развивает еще до 15—25 проталлиальных клеток, число их у *Podocarpus* снижается до 6—8, у *Dacrydium* — до 4—6, у других хвойных (сосны и ее родичей) при развитии мужского гаметофита образуются лишь две проталлиальные недолговечные клетки, а у кипарисовых и тиссовых они совсем не возникают.

Наиболее примитивные микроспоры (у палеозойских хвойных) обладали лишь одним воздушным мешком. В процессе эволюции у одних хвойных образовались микроспоры с двумя мешками (сосновые), у других — с большим их количеством (например, у подокарповых с 2—6 мешками). Следует добавить, что у всех остальных хвойных воздушные мешки полностью редуцировались.

Микроспоры начинают прорасти еще внутри микроспорангия, причем, кроме проталлиальных клеток, у них возникают антеридиальная и вегетативная клетки. Последняя производит позднее пыльцевую трубку. Перенесенная ветром на микропиле семезачатка микроспора образует внутри себя из антеридиальной клетки клетку-ножку и спермагенную (генеративную) клетку, которая, делясь, производит, как правило, два спермия.

Микроспорангии у всех хвойных развиваются по эуспорангиатному типу.

Мегаспорофиллы собраны в женские шишки. Исключение представляют лишь *Taxaseae* и некоторые *Podocarpaceae*. Так, у тисса шишки вовсе не образуются.

Собрания мегастробилов у тиссовых сильно редуцированы и сведены к одиночным мегастробилам. У основания мегастробила развивается несколько пар супротивно расположенных чешуй. Семезачаток тисса занимает ложноверхушечное положение на коротком побеге, возникающем в пазухе игольчатого листа вегетативного побега, точка роста которого сдвигается в сторону, благодаря чему семезачаток принимает верхушечное положение. Иногда в пазухах двух верхних чешуй побега развиваются два боковых семезачатка. Известны случаи, когда, кроме этих двух боковых, образуется еще один верхушечный семезачаток. Эти факты доказывают, что у тиссовых их одиночный мегастробил является сильно редуцированным стробилом, сведенным к одному семезачатку.

Семезачатки тиссовых окружены в виде чаши ариллюсом («кровелькой»), сильно разрастающимся после оплодотворения. Ариллюс гомологичен семенной чешуе хвойных и эпиматию (см. ниже) подокарповых.

В большинстве случаев, однако, шишки хвойных построены сложно. Они представляют собой собрания мегастробилов. Морфологически они вполне соответствуют собраниям микростробилов и, подобно последним, являются видоизменением сережковидных собраний кордаитовых.

Характерной особенностью древнейших ископаемых хвойных — *лебахиевых* (*Lebachia*), известных из верхнего карбона и нижней перми, было наличие весьма примитивных кордаитоподобных мегастробилов. Главная ось компактной женской шишки у *Lebachia* несла многочисленные спирально расположенные, на конце раздвоенные кроющие чешуи. В пазухе каждой кроющей чешуи сидел более или менее радиальносимметричный мегастробил (прототип семенной чешуи). Последний состоял из короткой оси с различным числом спирально расположенных стерильных чешуй и одного чешуевидного мегаспорофилла, несшего на верхушке один прямой семезачаток. Таким образом, женская шишка лебахиевых была сложной, состоявшей из многих элементарных стробилов.

В дальнейшем имела место редукция мегастробилов, причем стерильные листочки (чешуи) постепенно атрофировались и в конце концов совершенно исчезли. В то же время уплощался сам мегаспорофилл и мегастробил сводился к нескольким или даже одному мегаспорангию, расположенному на его небольшой утолщенной оси. Такие шишки напоминали шиш-

ки кордаитов, от которых хвойные, вероятно, и произошли.

По сравнению с *Lebachia Ernestiodendron* характеризуется более высокой организацией женских шишек. У него наблюдается редукция спороносных колосков. На главной оси шишки, в пазухах кроющих чешуй, располагались уплощенные дорсивентральные спороносные побеги с меньшим, чем у *Lebachia*, числом стерильных чешуй или совсем без них. Мегаспорофиллов 3—7, каждый с одной прямой или обращенной семяпочкой.

Дальнейшим развитием лебахиевых явилось семейство в о л ь т ц и е в ы х (*Voltziaceae*), отличавшееся от первых сросшимися стерильными и плодущими чешуями женской шишки. На оси женских шишек сидели кроющие чешуи, в пазухах которых располагались элементарные мегастробилы. Каждый из них состоял из 5—6 сросшихся стерильных чешуй и 4—5 тоже сросшихся мегаспорофиллов, несших на своей верхушке по одному семезачатку.

В пределах семейства вольтциевых легко прослеживается редукция числа мегаспорофиллов в спороносных побегах (элементарных мегастробилах), причем у наиболее эволюционно подвинутых представителей число мегаспорофиллов сведено в мегастробиле до одного. Так, у рода *Voltziopsis* мегастробилы с 5—6 стерильными чешуями и 5 плодущими мегаспорофиллами; у рода *Voltzia* стерильных чешуй 5—3, мегаспорофиллов 3; у рода *Glyptolepis* стерильных чешуй 5—6, мегаспорофиллов 2; у рода же *Ulmannia* стерильные чешуйки плотно сращенные и мегаспорофилл один.

Вольтциевые появились в верхней перми и дожили до нижней юры.

Семейство х е й р о л е п и д и е в ы х (*Cheirolepidiaceae*) является, по-видимому, дальнейшим развитием семейства вольтциевых. Женские шишки их на оси несли кроющие и семенные чешуи, сросшиеся на большем или меньшем протяжении. Семенные чешуи имели особый вырост — эпиматий, окружавший семезачаток. Число семезачатков на семенной чешуе было небольшим (у *Cheirolepis muensteri* — 2, у *Drepanolepis* — 1).

Семейство *Cheirolepidiaceae* рассматривается некоторыми в качестве предков подокарпусовых. Представители этого семейства жили от верхнего триаса до верхнего мела.

Семейство а р а у к а р и е в ы х (*Araucariaceae*) из современных хвойных самое примитивное, впрочем, оно имеет и признаки высокой специализации.

Араукариевые — вечнозеленые, распространенные в южном полушарии деревья. Особенностью их анатомического строения является относительно сильное развитие сердцевинны, отличающее их от других хвойных. По расположению пор

на трахеидах араукариевые сходны с кордаитовыми и лебахиевыми.

Как и у последних, а также у подокарповых, смоляные ходы в древесине араукариевых отсутствуют, но в коре стебля они обильны, имеются и в листьях.

Остатки араукариевых известны уже из перми (род *Araucarites*, древесина *Araucarioxylon*), причем древесина их настолько сходна с древесиной кордаитовых, что может смешиваться с последней. Это лишний раз говорит о родстве араукариевых с кордаитовыми.

В наше время араукариевые представлены двумя родами — *Agathis* и *Araucaria*, объединяющими около 40 видов, среди которых обычны двудомные формы, реже встречаются однодомные растения, например иногда у *Araucaria bidwillii*.

Листья у *Araucaria* располагаются тесной спиралью, они ланцетные (*Araucaria bidwillii*), но бывают четырехгранные, шиловидные (*Araucaria excelsa*), а у представителей секции *Eutacta* — чешуевидные, размером менее 1 см. У других араукариевых листья по длине варьируют от 4 до 10 см.

Листья у *Agathis* плоские, широколанцетные или яйцевидные, достигающие иногда очень большой величины; так, например, у *Agathis macrophylla* листья в длину до 17 см при ширине в 5 см. Расположение листьев либо очередное, либо супротивное. В листьях, чередуясь с многочисленными жилками, проходят смоляные ходы.

Микростробилы араукариевых обычно очень крупные, например, у *Araucaria* они достигают 25 см, хотя есть виды, у которых они не превышают 2—4 см (*Araucaria excelsa*). Они несут на себе многочисленные микроспорофиллы, расположенные спирально на оси стробила. На их нижней стороне размещается от 6 до 20 микроспорангиев. Микроспоры лишены воздушных мешков и развивают лишь две проталлиальные клетки по типу сосновых, но затем эти клетки подвергаются нескольким делениям и их число возрастает до 15—25, позднее они разрушаются, и их ядра оказываются в цитоплазме полости микроспоры. В процессе формирования мужского гаметофита образуются клетка-ножка, клетка пыльцевой трубки и два спермия неравной величины.

Женские шишки араукариевых состоят из большого количества семенных чешуй, полностью или почти полностью срастающихся с кроющими чешуями. На каждой семенной чешуе, снаружи незаметной, находится по одному обращенному семезачатку, развивающемуся впоследствии у некоторых видов в очень крупное семя, у большинства же образуются мелкие крылатые семена. Семезачатки (женские гаметофиты) в верхней части несут по 8—15 архегониев с шейками обычно из 12 клеток.

Зрелые женские шишки при созревании распадаются. Они часто имеют округлую форму в противоположность мужским, удлинённым. Размеры шишек большие: женские могут достигать в длину 30 см при диаметре в 28 см, как, например, у *Araucaria bidwillii*, мужские — до 15—25 см длины.

В результате деления ядра зиготы возникают два дочерних ядра предзародыша, которые, делясь симультанно, образуют четырехъядерный предзародыш. В отличие от всех остальных хвойных у араукариевых ядра не переходят в базальный конец архегония, но сохраняют центральное положение. Дальнейшие деления свободных ядер не являются симультанными и происходят без определенного порядка. Свободные ядра при этом равномерно концентрически распределяются внутри цитоплазмы предзародыша. Сразу же после образования клеточных стенок начинается удлинение верхних и нижних клеток, причем нижние дают начало так называемому колпачку, верхние — подвескам, а центральные — зародышу. Таким образом, зародыш араукариевых развивается совершенно особым способом. В частности, образование колпачка — особенность исключительно араукариевых. Природа этого образования до сих пор неясна, как и его роль. Зрелое семя араукариевых обладает двумя (иногда четырьмя) семядолями с крупным зародышем.

Араукариевые, вероятно, являются потомками вольтиевых типа *Schizolepis*. Обликом своим араукариевые напоминают ископаемые лебахиевые (Криштофович, 1941).

Семейство *подокарповых* (*Podocarpaceae*) представлено кустарниками и деревьями, распространенными главным образом во внетропических областях южного полушария, где они входят в состав лесов. Семейство включает 130 видов, большинство которых относится к роду *Podocarpus*.

Ископаемые остатки подокарповых известны начиная с рэты (верхний триас). В юре, мелу и в третичном периоде остатки подокарповых многочисленны в южном полушарии, в северном же полушарии подокарповые никогда не играли заметной роли в растительном покрове.

По строению древесины подокарповые в общем более продвинуты по сравнению с араукариевыми. Так, трахеиды у них обычно с однорядными окаймленными порами, но у некоторых видов *Dacrydium* на трахеидах имеются участки, где поры расположены скученно и в очередном порядке, как у араукариевых. Смоляные каналы отсутствуют.

Листья подокарповых варьируют от широколанцетных до игловидных и чешуевидных, а у некоторых видов рода *Podocarpus* листья большие и широкие, напоминающие *Agathis*.

Как правило, стробилы подокарповых двудомны, редко одnodомны. Микростробилы обычно одиночные, но иногда (у

Podocarpus spicatus и *P. andinus*) образуют сережковидные собрания. В процессе эволюции имела место редукция такого рода сережковидных стробилов, которая привела в конечном итоге к возникновению одиночных микростробилов.

Каждый микростробил состоит из спирально расположенных многих микроспорофиллов, несущих по два микроспорангия, и нескольких стерильных листьев. Микроспоры у большинства подокарповых снабжены двумя воздушными мешками (у некоторых тремя и даже шестью), и лишь в роде *Saxegothaea* воздушные мешки отсутствуют, вероятно, в результате редукции.

Мужской гаметофит подокарповых в своем развитии образует обычно от 2 до 8 проталлиальных клеток, но у рода *Pherosphaera* эти клетки не возникают. В остальном мужской гаметофит сходен с мужским гаметофитом сосновых, differing от последнего тем, что два спермия у большинства подокарповых неравноценны (один малый, дегенерирующий, и другой более крупный, производящий оплодотворение). Однако у некоторых подокарповых (*Microcachrys*) оба спермия равноценные.

Собрания мегастробилов у подокарповых очень разнообразны. Наиболее примитивны они у *Podocarpus spicatus*, *P. andinus*, у которых на главной оси в пазухах кроющих чешуй сидят сильно редуцированные мегастробилы. Число их в процессе эволюции сильно сокращается у других видов рода *Podocarpus* и у рода *Dacrydium*, в результате чего возникают формы с одним мегастробилом.

Однако среди подокарповых имеет место и другое направление эволюции собрания мегастробилов, приведшее к образованию более или менее типичной шишки (роды *Saxegothaea*, *Microcachrys*, *Pherosphaera*, *Phyllocladus*).

Мегастробил у всех подокарповых состоит из одного единственного семезачатка. Последний или полностью обволакивается сильно видоизмененной семенной чешуей — эпиматием, например у *Podocarpus*, или сведен к небольшому влагалищному придатку у основания (*Microcachrys*, *Saxegothaea*). У одних представителей эпиматий срастается с интегументом семезачатка (*Podocarpus*), у других он свободен от интегумента (*Austrotaxus*, *Dacrydium*). У *Pherosphaera* и *Phyllocladus* эпиматий полностью отсутствует. Наличие эпиматия сближает подокарповые с хейролепидиевыми. С другой стороны, некоторыми признаками подокарповые сближаются с араукариевыми (в частности, широкие листья с несколькими жилками у некоторых видов рода *Podocarpus* напоминают листья *Agathis*). У ряда видов рода *Dacrydium* на трахеидах поры бывают расположены скученно и в очередном порядке, как и у араукариевых.

Семейство с о с н о в ы х (*Pinaceae*) среди хвойных является самым крупным, оно содержит 11 родов и примерно 240 видов, распространенных почти исключительно в северном полушарии, преимущественно в умеренной зоне. Оно представлено деревьями, меньше кустарниками, обычно вечнозелеными, иногда листопадными (*Larix*, *Pseudolarix*). Листья игловидные или уплощенные — хвоя. У некоторых родов все побеги одинаковые (*Abies*, *Picea*, *Tsuga*) и нет побегов укороченных. У них листья сидят поодиночке на обыкновенных побегах. У других родов (*Pinus*, *Larix*, *Cedrus*), кроме удлиненных побегов, имеются еще укороченные. Листья на удлиненных побегах одиночные, а на укороченных собраны пучками либо попарно, листорасположение очередное.

Характерный признак сосновых — наличие смоляных ходов.

Достоверные остатки сосновых известны с нижнего мела. Сосновые — растения большей частью однодомные.

Мужские шишки по строению сходны с мужскими шишками лебахиевых. На оси шишки спирально располагаются многочисленные дорсивентральные микроспорофиллы, образующие, как и у лебахиевых, одиночные микростробилы. Число и расположение микроспорангиев на микроспорофиллах у сосновых такое же, как и у лебахиевых, — по два микроспорангия на нижней стороне микроспорофилла. Микроспоры у сосновых с двумя воздушными мешками, однако у родов *Larix*, *Tsuga*, *Pseudotsuga* микроспоры воздушных мешков не образуют. Микроспоры лебахиевых, в отличие от микроспор сосновых, обладали лишь одним воздушным мешком, окружавшим всю микроспору. Зато у вольтциевых, например у *Ulmappia bronni* из верхнепермских отложений, имелось, как и у хвойных, по два воздушных мешка. Вольтциевые же являются вероятными потомками лебахиевых и потому также могут считаться предками сосновых.

Женские шишки сосновых представляют собой собрания мегастробилов, каждый из которых состоит из кроющей и семенной чешуй, причем семенная чешуя является видоизмененным спороносным побегом и свободно сидит в пазухе кроющей чешуи (кроющего листа). Каждый мегастробил на внутренней стороне семенной чешуи несет по два семезачатка, направленные пыльцевходом вниз.

Женские шишки у сосновых могут достигать значительной величины, до 50 см длины (например, у *Pinus lambertiana*).

В женской гаметофазе сосновых архегонии (обычно в числе двух) свободные, т. е. отделены друг от друга несколькими слоями клеток эндосперма. При этом каждый архегоний окружен покровом из видоизмененных клеток нуцеллюса. Число шейковых клеток у различных видов сосновых неодина-

ково. Так, у тсуги (*Tsuga*) шейка двуклеточная, у пихты (*Abies*) она состоит из 16 клеток, расположенных в 4 яруса, у сосны (*Pinus*) — из 8 клеток. Брюшная канальцевая клетка хотя и образуется, но обычно недолговечна. Мужской гаметофит представлен двумя проталлиальными клетками и двумя неравными спермиями.

Дальнейшим развитием сосновых являются представители семейства таксодиевых (*Taxodiaceae*). Это высокие деревья с игольчатыми и чешуевидными листьями, расположенными очередно или супротивно.

Достоверные ископаемые остатки таксодиевых известны начиная с верхней юры. В мелу и в третичном периоде они были весьма многочисленны и широко распространены в северном полушарии. Современные виды таксодиевых — реликтовые формы, «живые ископаемые», последние остатки процветавшего в мелу и третичное время семейства.

Женские шишки состоят из многочисленных, по спирали расположенных кроющих чешуй, в пазухах которых находятся сращенные с ними семенные чешуи с 2—9 семезачатками. Мужские шишки на оси несут микроспорофиллы, состоящие из короткой ножки и широкой пластинки, под которой прикреплено 3—4 (иногда до 9) свободных микроспорангия. Микроспоры без воздушных мешков.

Мужской гаметофит сильно редуцирован и проталлиальных клеток не образует. Спермиев два, равносильных, способных к оплодотворению яйцеклетки.

Женский гаметофит обычно с большим числом архегониев, в виде комплекса, окруженного общим покровом.

К таксодиевым относятся 10 родов, распространенных в Калифорнии, Мексике, Флориде, в Восточной Азии и Тасмании. Роды секвойя и секвойядендрон (*Sequoja*, *Sequoiaden-dron*) представлены очень крупными деревьями, достигающими в высоту 100 м при диаметре до 10 м. Они живут до 2500 лет. Другие представители — метасеквойя (*Metasequoja*), болотные кипарисы (*Taxodium distichum*, *T. mucronatum*), криптомерия (*Cryptomeria japonica*), сциадопитис (*Sciadopitys*), куннингамия (*Cunninghamia*) и др.

Семейство кипарисовых (*Cupressaceae*) как бы завершает линию развития лебахиевые — вольтциевые — сосновые — таксодиевые — кипарисовые. Последние содержат 20 родов (145 видов), представленных вечнозелеными деревьями и кустарниками с чешуйчатыми и игловидными мутовчато и супротивно расположенными листьями.

Достоверные ископаемые остатки кипарисовых начинают встречаться с верхнего мела, но, вероятно, кипарисовые существовали уже в юре.

Сходство с таксодиевыми выражается в строении древеси-

ны: годовичные кольца отчетливо выражены, поровость трахеид поздней древесины обычно однорядная. Обильная древесная паренхима, характерная для таксодиевых, часто встречается и у кипарисовых. Смоляные каналы отсутствуют, как, впрочем, они отсутствуют в древесине всех хвойных, кроме сосновых.

Мужские шишки одиночные, их микроспорофиллы, расположенные супротивно или мутовчато по три, сидят на короткой ножке, несущей широкую щитовидную чешую с 3—6 микроспорангиями. Микроспоры без воздушных мешков, проталиальных клеток не образуют (сходство с таксодиевыми).

В женских шишках кроющая и семенная чешуи срастаются на всем протяжении. Такие «цельные» чешуи на оси шишки располагаются мутовчато или супротивно в виде нескольких мутовок или пар, но сильно редуцированная шишка можжевельника (*Juniperus*) может иметь всего одну мутовку из трех «цельных» чешуй, при созревании становящихся сочными и образующих можжевелевую «ягоду», содержащую три семени (своеобразная покрытосемянность).

Архегонии, как и у таксодиевых, собраны в комплекс, обычно окруженный общим покровом. Шейковых клеток 2—8 (у *Taxodium* их 2—16). Как и у таксодиевых, ядро яйцеклетки не отделяется перегородкой от ядра брюшной канальцевой клетки, а у *Thuja* и *Widdringtonia* брюшная канальцевая клетка вовсе не образуется. Развитие женского и мужского гаметофитов происходит так же, как и у таксодиевых.

Представители семейства кипарисовых широко распространены по земному шару как в северном, так и в южном полушариях.

Семейство тиссовых (*Taxaceae*) обычно объединяется в один порядок с подокарповыми, причем связующим звеном служит род *Austrotaxus*, который с одинаковым правом может включаться как в семейство подокарповых, так и в семейство тиссовых.

Тиссовые представлены деревьями и кустарниками, распространенными в лесах Западной Европы, у нас встречаются в горных лесах Кавказа и в Крыму, в зоне буковых лесов. Наиболее распространенным видом является тисс обыкновенный (*Taxus baccata*), растение весьма долговечное (живет 1000 и более лет), достигающее в высоту 25 м с диаметром в 1,5 м.

Листья тиссовых ланцетовидные или линейные, очередные или почти супротивные.

Стробилы тиссовых обычно двудомные, редко однодомные. Микростробилы у большинства тиссовых одиночные, но у примитивного китайского рода *Amentotaxus* они образуют сережковидные собрания. Микростробилы состоят из тесного

собрания микроспорофиллов, каждый из которых представлен короткой ножкой, оканчивающейся щитовидным диском. С нижней стороны диска находятся срастающиеся между собой и с ножкой спорофилла 6—9 микроспорангиев.

Микроспоры без воздушных мешков. Мужской гаметофит лишен проталлиальных клеток, чем отличается от гаметофита подокарповых и *Serphalotaxaceae*. Микроспора делится на маленькую, генеративную и более крупную, вегетативную клетки. Последняя образует пыльцевую трубку. У тиссовых, в отличие от других хвойных, микроспоры распространяются в одноядерном состоянии.

Собрания мегастробиллов у тиссовых сильно редуцированы и сведены к одиночным мегастробилам. У основания каждого мегастробила находится несколько пар супротивных чешуй. Семезачаток тисса занимает ложноверхушечное положение на коротком побеге, возникающем в пазухе игольчатого листа вегетативного побега, точка роста которого сдвигается в сторону, благодаря чему семезачаток принимает верхушечное положение. Иногда в пазухах двух верхних чешуй побега развиваются два боковых семезачатка. Известны случаи, когда, кроме боковых, развивается еще один верхушечный семезачаток. Эти факты доказывают, что у тиссовых их одиночный мегастробил является сильно редуцированным спороносным побегом, сведенным к одному семезачатку.

По своему строению мегастробилы тиссовых сходны с мегастробилами подокарповых и цефалотаксовых. Они состоят из одного прямого семезачатка, окруженного у основания «кровелькой» (ариллюсом), сильно разрастающейся после оплодотворения. Кровелька гомологична эпиматию подокарповых и семенной чешуе других хвойных.

Число архегониев у разных видов тиссовых неодинаковое: у *Torreya* 1—3, у тисса — до 8.

Семена тиссовых обрастают ярко окрашенной кровелькой, зародыш — с двумя семядолями.

В ископаемом состоянии тиссовые известны из верхнего триаса (*Palaeotaxus rediviva*) (Швеция) и из юры (*Taxus jurassica*) (Йоркшир).

Тиссовые имеют несомненные родственные связи с подокарповыми, с которыми сближаются через род *Austrotaxus*, причисляемый одними систематиками (Тахтаджян, 1956) к подокарповым, другими — к тиссовым. По внешнему виду и строению древесины монотипный род *Austrotaxus*, произрастающий во влажных лесах северной части Новой Каледонии, сходен с *Podocarpus*. Для него характерны примитивные сережковидные собрания микростробиллов, подобных микростробилам *Podocarpus spicatus* и *P. andinus*. Сходные сережковидные собрания микростробиллов мы встречаем также у

родов *Cephalotaxus* и *Amentotaxus*. Последний род принадлежит к семейству тиссовых.

Уже эти данные показывают, что тиссовые родственны и подокарповым, и семейству *Cephalotaxaceae*. От наиболее примитивных микроспорофиллов типа *Cephalotaxus* с висячими, как у гинкго, микроспорангиями произошли щитовидные микроспорофиллы *Nothotaxus* и *Taxus*, где верхушечная часть расширяется, уплощается и превращается в щитовидную структуру.

Собрания мегастробилов у *Cephalotaxaceae* представляют небольшие шишки, которые состоят из 3—4 супротивных пар утолщенных при основании чешуй. В пазухе каждой чешуи расположены две прямые семяпочки, между которыми проходит ось второго порядка, сводчато утолщенная наверху. Каждый семезачаток у основания окружен воротничковым эпиматием, которому у тиссовых соответствует ариллюс.

Собрания мегастробилов у *Austrotaxus* сильно редуцированы и сведены к одиночным стробилам, расположенным в пазухах вегетативных листьев. Под мегастробилом расположены стерильные чешуи. Чашевидный эпиматий свободен от интегумента.

Среди подокарповых наиболее примитивные собрания мегастробилов у *Podocarpus spicatus* и *P. andinus*. У них главная ось собрания мегастробилов покрыта мелкими кроющими чешуями, из которых верхние несут в своих пазухах по одному сильно редуцированному мегастробилу. У остальных видов *Podocarpus* имеет место редукция числа мегастробилов на оси «сережки». В результате в конечном итоге могли возникнуть одиночные мегастробилы типа *Taxus*.

Приведенные данные указывают на относительно близкое родство тиссовых с *Cephalotaxaceae* и *Podocarpaceae*. Предками же подокарповых являются, вероятно, *Cheirolepidiaceae*, которые сами исходят от вольтциевых и лебахиевых.

«Центральным в эволюционной морфологии хвойных является вопрос о природе женской шишки. Свойства ископаемых предков современных хвойных, каковыми можно считать формы *Lebachia*, *Ernestiodendron*, т. е. лебахиевые, известные в ископаемом состоянии из верхнего карбона и нижней перми, говорят о том, что отдельная семенная чешуя, вероятно, произошла путем уплощений и сращений из целого короткого пазушного побега (брахибласта) и равноценна элементарной женской шишке кордаитов, с которой она связана переходами. Таким образом, семенная чешуя соединяет в себе спорангиеносцы с семезачатками и бесплодные листья между ними. Предками хвойных, очевидно, являются кордаиты, с которыми они имеют так много общего, а отличаются только такими вторичными приспособительными к сухопутью признаками,

как утрата пыльцевой камеры и замена подвижных мужских гамет спермиями» (Козо-Полянский, 1965).

Общую картину эволюции хвойных (Coniferinae) можно представить такими рядами:

От исходных кордаитовых (Cordaitinae) возникли лебахиевые (Lebachiaceae), продолжившиеся в вольтциевые (Voltziaceae), и от последних развились араукариевые (Araucariaceae). В то же время от лебахиевых более или менее параллельно возникли подокарповые (Podocarpaceae) и хейролепидовые (Cheirolepidiaceae). Однако возможно, что подокарповые явились как бы дальнейшим развитием хейролепидовых, а последние — продолжением вольтциевых.

Головчатотиссовые (Cephalotaxaceae) и тиссовые (Taxaceae) связаны в своем происхождении с подокарповыми, развиваясь параллельно с ними и друг с другом.

Сосновые (Pinaceae) исходят, вероятно, непосредственно от лебахиевых. Сосновые в свою очередь, видимо, дали начало двум параллельным рядам — таксодиевым (Taxodiaceae) и кипарисовым (Cupressaceae).

Изложенное показывает, что все хвойные являются потомками кордаитовых и связаны между собою известным родством, что позволяет считать всю эту группу единой.

Общее заключение о филогенезе голосеменных

Обычно принимается, что все голосеменные в своем происхождении монофилетичны, т. е. происходят от какой-то одной группы растений. Такой исходной для всех голосеменных группой являются семенные папоротники. Последние дали две линии развития: 1) саговникоподобные (Cycadopsida) с классами: семенные папоротники (Pteridospermidae), саговники (Cycadinae), беннеттитовые (Bennettitinae), кейтониевые (Caytoniinae), оболочкосеменные (Chlamydospermidae); 2) хвойноподобные (Coniferopsida) с классами: кордаитовые (Cordaitinae), гинкговые (Ginkgoinae) и хвойные (Coniferinae).

Изложенное о родственных отношениях между отдельными подтипами голосеменных и их классами достаточно ясно свидетельствует об общем происхождении всех таксонов голосеменных.

Все голосеменные сходны между собой и по развитию как мужского, так и женского гаметофита. Лишь оболочкосеменные — вельвичия и гнетум — уклонились в типе развития женского гаметофита от остальных голосеменных, утратив архегонии. Однако у эфедры сохраняются хорошо развитые архегонии (с длинной шейкой из 32 и более клеток). В структуре репродуктивных органов всех голосеменных, в том числе

и оболочкосеменных, несмотря на своеобразие последних, имеется большое сходство, которое следует толковать не иначе как относительно близкое родство.

Все это лишний раз подтверждает предположение о монофилетичности всего таксона голосеменных как единой естественной группы, исходящей от семенных папоротников.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ANGIOSPERMAE)

Тип покрытосеменных — самая обширная группа современного растительного мира. Он включает в себя свыше 200 тысяч видов, объединяемых 10 тысячами родов и более чем 300 семействами. Наиболее крупные семейства насчитывают десятки тысяч видов: сложноцветные — до 30 тысяч видов, орхидные — до 18 тысяч, бобовые — до 15 тысяч. Другие семейства, обладая относительно небольшим числом видов, каковы, например, злаковые, насчитывающие около 4 тысяч видов, встречаются зато в огромном количестве особей, образуя часто главную массу растительного покрова, например степей и лугов.

Распространены покрытосеменные на Земле повсюду, от крайних северных пределов (даже в Гренландии произрастает до 100 их видов) до Антарктиды, где, например, злак *Aira antarctica* доходит до 64° южной широты. Огромные пространства покрытосеменные занимают в умеренных, субтропических и тропических областях. Растения этой группы отличаются высокой пластичностью, легко приспосабливаясь к крайне различным условиям существования, что и обеспечило им доминирование в растительном покрове Земли.

У покрытосеменных, в отличие от голосеменных, семезачатки заключены в завязи пестика и при созревании семени оказываются скрытыми внутри плода, образуемого разрастанием пестика. Отсюда и название покрытосеменные.

Характернейшим органом покрытосеменных является пестик, в силу чего им дается название пестичные (*Gynoeceatae*).

Наконец, наличие совершенно особого спорообразующего органа — цветка — дает основание называть их цветковыми (*Anthophyta*).

Покрытосеменные — растения разнospоровые. Микроспоры развиваются в пыльниках тычинок. Гнезда тычинок — это микроспорангии, которые обычно срастаются друг с другом, образуя синангии. Макроспоры развиваются в семезачатках, образующихся внутри завязи пестика.

Микроспоры прорастают в мужской гаметофит, находясь еще внутри микроспорангия. Ядро микроспоры делится, в результате чего возникают ядро пыльцевой трубки (вегета-

тивное ядро) и ядро генеративной клетки, производящей два спермия. Микроспоры в двух- или в трехклеточном состоянии (т. е. с образованными двумя спермиями) освобождаются из микроспорангиев и переносятся при помощи ветра или насекомых на рыльца пестиков, где развивают пыльцевые трубки, которые растут по проводниковой ткани столбика в направлении к семезачаткам, находящимся в завязи пестика.

Таким образом, мужской гаметофит начинает свое развитие внутри гнезда пыльника — органа, принадлежащего спорофиту, и продолжает его на рыльце пестика, также принадлежащего спорофиту. Следовательно, мужской гаметофит не имеет самостоятельного существования и все свое развитие проходит на спорофите, лишь временно отделяясь от него, когда переносится ветром или насекомыми из микроспорангия на рыльце пестика.

Макроспоры не покидают своих спорангиев — семезачатков, прорастая в женский гаметофит внутри последних. Явление это получило название эндопроталлиальности. Следовательно, и женский гаметофит не имеет самостоятельного существования и в своем развитии полностью зависит от спорофита.

Мужской спорофит покрытосеменных по сравнению с таковым голосеменных растений несет на себе следы дальнейшего упрощения. Наиболее примитивные голосеменные (семенные папоротники, кордаиты) имели мужские гаметофиты еще с относительно большим числом проталлиальных клеток, у более эволюционно подвинутых голосеменных (саговники, хвойные) число этих клеток сокращается до 1—2, и только у некоторых проталлиальные клетки не образуются (таксодиевые, кипарисовые), в то же время у покрытосеменных мужской гаметофит всегда лишен проталлиальных клеток и низведен до одной генеративной клетки и ядра пыльцевой трубки. Упрощение в мужском гаметофите покрытосеменных можно видеть и в том, что у них никогда не образуются сперматозоиды, у примитивных же голосеменных (гинкго, саговники) они возникают. У высших голосеменных (хвойные, оболочкосеменные) сперматозоиды заменены спермиями, спермии характерны и для покрытосеменных.

Женский гаметофит покрытосеменных по сравнению с женским гаметофитом голосеменных тоже носит следы упрощения. Во-первых, у него отсутствуют архегонии — женские половые органы, типичные для всех высших споровых растений и почти для всех голосеменных (исключение составляют лишь гнетум и вельвичия). Во-вторых, упрощение касается и процесса развития женского гаметофита. Макроспора у голосеменных прорастает путем многократного свободноядерного деления, позднее наступает клеточное деление и возникает мно-

гоклеточный (до 1000 клеток) заросток с архегониями в верхней его части (у большинства голосеменных). У покрытосеменных ядро макроспоры в типе претерпевает лишь три синхронных деления, в результате которых возникает 8-ядерный зародышевый мешок — женский гаметофит. При этом зародышевый мешок преобразуется таким образом, что у халазального полюса его концентрируются три ядра, каждое из которых окружается цитоплазмой, в результате чего возникают три клетки, получившие название антипод. У микропилярного полюса таким же путем образуются еще три клетки, которые дифференцируются на яйцеклетку и две синергиды. Остальные два ядра, называемые полярными, оставаясь в общей цитоплазме зародышевого мешка, приближаются друг к другу до соприкосновения и затем могут сливаться в единое диплоидное ядро — «вторичное ядро зародышевого мешка». Нередко, однако, до оплодотворения полярные ядра не сливаются, оставаясь в соприкосновении одно с другим.

Сокращение числа делений ядра макроспоры при образовании женского гаметофита по сравнению с числом делений ядра макроспоры у голосеменных, отсутствие архегониев и низведение их до трехклеточного яйцевого аппарата должно рассматриваться как несомненное упрощение в развитии женского гаметофита покрытосеменных.

Но не только упрощением в развитии женского гаметофита отличаются покрытосеменные от голосеменных. Женский гаметофит покрытосеменных приобрел в ходе эволюции и совершенно своеобразные признаки, выражающиеся в так называемом «двойном оплодотворении», открытом в 1898 г. С. Г. Навашиным.

Сущность двойного оплодотворения состоит в том, что один из спермиев, образуемых мужским гаметофитом, сливается с яйцеклеткой, а второй спермий — со вторичным ядром зародышевого мешка или, если последнее не образовалось, с обоими полярными ядрами (тройное слияние — тригамия). И в том и в другом случае возникает триплоидное ядро — первичное ядро эндосперма. Путем многократного деления последнего возникает питательная ткань — эндосперм. Из оплодотворенной вторым спермием яйцеклетки развивается зародыш, который оказывается окруженным эндоспермом или прилегает к нему сбоку; эндосперм служит для его питания.

Следует отметить, что в строении зародышевого мешка у покрытосеменных растений встречаются отклонения от «нормального» 8-ядерного зародышевого мешка. Однако эти отклонения легко объясняются либо недоразвитием части клеток, либо, напротив, делением некоторых из них и не нарушают единства структуры женского гаметофита всех покрытосеменных растений.

Встречаются отклонения и в процессе двойного оплодотворения. Так, тригамия для образования вторичного эндосперма не всегда обязательна. Например, у самшитовых (*Buxaceae*) развитие эндосперма вообще не зависит от оплодотворения. У *Ramondia* из *Gesneriaceae* тригамия может иметь место, но не обязательна. У некоторых покрытосеменных (*Orchidaceae*) эндосперм не развивается вовсе вследствие упрощения в строении нижней части зародышевого мешка, у других (*Asclepiadaceae*) — в связи с выпадением второго оплодотворения.

Все эти отступления в процессе двойного оплодотворения составляют редчайшие исключения и находят объяснение в явлениях редукции. В общем же двойное оплодотворение — всеобщий закон для покрытосеменных (и только для них).

Единство в строении зародышевого мешка и всеобщее распространение двойного оплодотворения среди покрытосеменных служат главнейшим основанием утверждать, что эта группа растений едина в своем происхождении. Без этого допущения трудно себе представить то единообразие, которое существует во всей группе покрытосеменных, начиная с плана строения их органа спороношения — цветка, наличия у них пестика, единообразно построенных мужского и женского гаметофитов, в частности типичного 8-ядерного зародышевого мешка, и кончая явлением двойного оплодотворения.

Следует, однако, сказать, что имеются и сторонники полифилетического происхождения покрытосеменных, в частности наш крупнейший систематик Н. И. Кузнецов полагал, что исходными для покрытосеменных были, с одной стороны, беннеттитоподобные растения, а с другой — ряд иных голосеменных растений, в числе которых могли быть и кордаиты.

До сих пор не выяснен вопрос о времени возникновения покрытосеменных. Наиболее ранние ископаемые остатки их в виде пыльцы и древесины известны из юрских отложений. Так, пыльца, найденная в юрских отложениях, неотличима от пыльцы некоторых современных нимфейных, но принадлежность юрской древесины покрытосеменным, в частности магнолиевым, недостаточно достоверна.

Остатки покрытосеменных из нижнемеловых отложений немногочисленны, но вполне достоверны: начиная же с середины мелового периода они становятся многочисленными и широко распространенными в разных частях света и оказываются притом весьма разнообразными. Находки покрытосеменных из верхнего мела принадлежат к ныне существующим семействам (магнолиевым, лавровым, ореховым, ивовым, тутовым, бобовым и др.) и даже родам (Уранов, 1956).

Удивителен факт как бы внезапного появления и быстрого распространения покрытосеменных по всему земному шару. Покрытосемянность, конечно, представляла большое преиму-

щество в борьбе за существование. Женский гаметофит, а позже и производимый им зародыш у покрытосеменных не только скрыты в семезачатках, но и находятся в замкнутой полости пестика — завязи. Преимущества такого двойного укрытия для женского гаметофита и зародыша состоят в надежной защите от многочисленных неблагоприятных условий внешней среды. Кроме того, повсеместному и притом очень быстрому распространению покрытосеменных способствовало изменение условий внешней среды, наступившее (предположительно) в середине мелового периода и выразившееся в усилении яркости освещения и сухости климата. Неприспособленные к этим изменениям среды голосеменные растения должны были уступить свое господство в природе покрытосеменным растениям с их более высокой пластичностью, позволившей им приспособиться к новым, измененным условиям (Голенкин, 1927).

Очень вероятно, что эндосперм покрытосеменных растений, доставляющий зародышу гибридную (материнско-отцовскую) пищу, также сыграл немаловажную роль в высокой жизнеспособности этой группы растений. Б. М. Козо-Полянский по этому поводу пишет: «В то время как эндосперм голосеменных может служить ментором только в материнскую сторону и тормозить развитие свойств, привнесенных отцовской гаметой, эндосперм покрытосеменных может служить ментором для поощрения мужского начала, т. е. результатов гибридизации».

Особенно большое значение в наступлении нового этапа эволюции растительного мира, выразившегося в победном шествии покрытосеменных, имела связь покрытосеменных растений с насекомыми и птицами, способствовавшими перекрестному опылению и расселению этой группы растений по земному шару.

Место возникновения покрытосеменных остается неизвестным. Галлир высказал предположение, что покрытосеменные впервые возникли на гипотетическом материке Пацифис, находившемся в тропической зоне Тихого океана между Америкой, Азией и Австралией и погружившемся на дно океана. Высказываются и иные предположения о месте зарождения покрытосеменных.

Стробильная и псевдантлевая гипотезы происхождения покрытосеменных

Современные наши знания о происхождении покрытосеменных Б. М. Козо-Полянский выразил так (1951): «Не известны ни предок цветковых растений, ни конкретный орган, исходный для цветка, ни геологическое время возникновения

цветковых растений и цветка, ни место этого возникновения, ни его условия».

Отсутствие этих данных породило многочисленные гипотезы о происхождении покрытосеменных. Наиболее вероятной является беннеттитовая гипотеза, предложенная Галлиром в 1893 г. и разработанная под названием стробильной теории английскими ботаниками Арбером и Паркином.

Ганс Галлир, как и большинство современных ботаников, полагал, что исходными формами для покрытосеменных были голосеменные растения типа беннеттитовых. Только беннеттитовые среди всех известных нам голосеменных обладали амфиспорангиатными (обоеполыми) стробилами; обоеполые же репродуктивные органы встречаются среди современных семенных растений только у покрытосеменных. Свыше 70% видов этих растений имеют обоеполые цветы и менее 30% представлены формами с однополыми цветами, причем последние несут следы утраты одного из полов. Эти данные позволяют считать, что обоеполость покрытосеменных является первичной, а раздельнополость возникла в результате редукции.

Только голосеменные растения могли произвести покрытосеменные, о чем можно заключить прежде всего по сходству в строении и развитии как мужского, так и женского гаметофита этих растений. Поскольку лишь беннеттитовые обладали амфиспорангиатными стробилами, постольку вероятными предками покрытосеменных могли быть беннеттитоподобные формы. Важно подчеркнуть, что цветок покрытосеменных построен по тому же плану, как и стробил беннеттитовых.

Все голосеменные были древесными растениями — либо деревьями, либо кустарниками, как и ныне существующие. Отсюда естественно сделать вывод, что первичные покрытосеменные должны были быть деревьями или кустарниками.

Согласно Галлиру, пращур покрытосеменных был кустарником или небольшим деревом. Цветки его не имели еще венчиковидного околоцветника, но состояли из узких спирально расположенных на длинной конической оси листочков. Андроей пращура был представлен многочисленными лентовидными тычинками, подобными тем, какие мы наблюдаем у магнолиевых и нимфейных, или тычинками с перистым расчленением, как у *Laugus*, *Mañonia* и *Monimiaceae*. Гинеций был апокарпным, состоявшим лишь из завязей, без столбика и рыльца. Веретеновидные плоды располагались на длинной конической оси в большом количестве и имели вид шишки (подобно сложному плоду магнолии и анноновых), причем сами плодики имели вид бобовидных мешочков (листовки), как у анноновых.

Цветок покрытосеменных, таким образом, Галлир представлял как возникший из обоеполого стробила беннеттито-

вых. Позднее он пришел к заключению, что не сами беннеттитовые дали начало покрытосеменным, поскольку макроспорофиллы их не образовывали завязей, но какие-то родственные беннеттитовым формы, которые он назвал *Proberberidaceae* (или *Protoangiospermae*), и уже от этих гипотетических форм (беннеттитоподобных) произошли современные многоплодниковые (*Polycarpicae*), объединяемые ныне в порядок *Apiales*, или *Magnoliales*. Пращур покрытосеменных, по представлению Галлира, исчез с потонувшим в Тихом океане материком Пацифис, на котором он впервые возник, успев распространиться в виде производных форм по всем другим материкам.

Согласно теории Арбера и Паркина, от беннеттитоподобных растений, обладавших амфиспорангиатными стробилами, сначала возникли формы с проантостробилом, для которого характерны семезачатки, расположенные по краям макроспорофилла, подобно тому как они располагаются у некоторых саговников (*Cycas*), с тою лишь разницей, что семезачатки в гипотетическом проантостробиле были сдвинуты на конец, т. е. на листовидную часть макроспорофилла.

Прототип цветка покрытосеменных — проантостробил, будучи амфиспорангиатным и обладая особым периантом — околоцветником из придвинувшихся к основанию оси стробила листочков, не имел еще ни завязи, ни рыльца, а микроспоры (пыльца) воспринимались семезачатками непосредственно, оседая на микропиле.

В дальнейшем проантостробил эволюционировал под воздействием насекомых, находивших здесь себе пищу в виде пыльцы и семезачатков, открыто расположенных на макроспорофиллах. Защита последних периантом (или, как у беннеттитовых, особыми защитными чешуями), видимо, была недостаточной. Более совершенная защита от неблагоприятных условий внешней среды выработалась тогда, когда конечная листовидная часть макроспорофилла, несущая по своим краям семезачатки, завернулась краями друг другу навстречу и таким образом скрыла семезачатки внутри образовавшейся полости — примитивной «завязи».

Дальнейшим этапом в эволюции проантостробила было срастание краев макроспоролистика, но срастание неполное: на конце макроспоролистика оставалось отверстие, через которое внутрь образовавшейся примитивной завязи могли проникать микроспоры и попадать на микропиле семезачатков.

Так совершился переход от проантостробила к антостробилу, который обладал лишь завязью с заключенными в ней семезачатками, но не имел еще ни столбика, ни рыльца, т. е. пестика. Подобие такого антостробила встречается среди современных покрытосеменных, например, у резеды. Среди ис-

копаемых форм растений нечто подобное антостробилу найдено у кейтониевых, но эти растения были моноспорангиатными. Пример кейтониевых показывает, что уже в мезозойскую эру (кейтониевые жили в триасовый и юрский периоды) в природе имели место «попытки» образования «завязи». Дальше лишь один шаг к образованию пестика путем разрастания верхней части макроспорофилла с появлением столбика и рыльца или только рыльца — органа, воспринимающего пыльцу. Таким путем, видимо, возник эуантостробил, т. е. примитивный цветок, тип которого до известной степени сохранился среди современных покрытосеменных в группе многоплодных, в особенности среди магнолиевых. Так, цветок магнолии почти полностью соответствует стробилу гипотетического пращура покрытосеменных Галлира. Он имеет вытянутое конусовидное цветоложе, на котором в неопределенном числе располагаются покроволистки (околоцветник), за ними следуют многочисленные, по спирали расположенные тычинки листовидной формы. Далее вверх по оси также по спирали размещены многочисленные свободные плодолистки, принявшие форму самостоятельных, свободных пестиков (апокарпный гинецей). Каждый пестик состоит из одnogнездной завязи, но не имеет столбика, улавливающая же пыльцу поверхность (типичного рыльца еще нет) занимает верхнюю часть краев плодолистика.

Из этого описания цветка магнолии видно, что он носит многие черты стробила галлировского пращура покрытосеменных, отличаясь от последнего главным образом своим околоцветником с белыми душистыми листочками. Цветок магнолии особенно близок гипотетическому антостробилу Арбера и Паркина. Сходство с антостробилом выявляется очень ясно и в сложном плоде магнолии, имеющем вид крупной шишки 5—7 см длины.

Магнолиевые — древнейшие покрытосеменные, известные в ископаемом состоянии из отложений мелового периода (и, возможно, даже из отложений не только нижнего мела, но более ранних). Строение их цветков во многом соответствует строению стробила беннеттитовых, и это позволяет считать признаки цветка магнолиевых первично примитивными. Интерес представляет род *Degeneria*, цветок которого включает плодолистик с несросшимися краями типа проантостробила.

Среди беннеттитовых были и формы с моноспорангиатными стробилами, от которых при посредстве насекомых-опылителей могли произойти формы с амфиспорангиатными стробилами, сохранившими еще характер побега со свободно расположенными на нем листьями — покроволисточками, микро- и макроспоролисточками. Приходится, правда, допускать, что среди беннеттитовых были и формы, у которых защитные для

макроспорофиллов чешуи отсутствовали и семезачатки на макроспорофиллах располагались открыто по краям, как это наблюдается у некоторых современных саговниковых. Далее приходится допускать, что в процессе эволюции макроспорофиллы должны были сойтись своими краями, срастись и таким путем образовать полое вместилище в виде примитивной завязи, как это и было у кейтониевых.

Таким образом, в эволюции голосеменных мы встречаемся с формами, которые развивали своего рода «предцветки».

В заключение необходимо отметить, что среди ныне существующих покрытосеменных имеются формы, напоминающие своими репродуктивными органами «предцветки» голосеменных, например магнолиевые, а из более высоко развитых растений — резеда с ее открытой для проникновения пыльцы завязью.

На основе изложенной здесь «беннеттитовой» теории происхождения покрытосеменных растений в наше время построены наиболее вероятные филогенетические системы покрытосеменных, исходными для которых принимаются многоплодниковые (*Polycarpicae*), как обладающие наибольшим количеством примитивных (беннеттитовых) признаков. Характернейшим признаком многоплодниковых является наличие в цветке большого числа пестиков (плодников). Отсюда и название «многоплодниковые».

При трактовке происхождения покрытосеменных от беннеттитоподобного прародителя не затрагивается вопрос об эволюции архегония, о его редукции и возникновении нового органа покрытосеменных — яйцевого аппарата с его яйцеклеткой и двумя синергидами. Однако в 1907 г. О. Порш (*Porsch*) высказал предположение, что при общей редукции женского гаметофита в процессе перехода от голосеменных к покрытосеменным подверглись редукции и архегонии, от которых на полюсах зародышевого мешка покрытосеменных сохранились лишь два сильно измененных архегония. Один из них, расположенный у микропилярного полюса, принял форму яйцевого аппарата с яйцеклеткой и двумя синергидами, являющимися шейковыми канальцевыми клетками; другой архегоний, расположенный у халазального полюса зародышевого мешка, утратил половую функцию, причем одна из антипод соответствует яйцевой клетке (поскольку антиподы иногда подвергаются оплодотворению), а две другие гомологичны шейковым клеткам. Что же касается полярных ядер, то одно из них соответствует ядру брюшной канальцевой клетки микропилярного архегония, а другое — ядру брюшной клетки халазального архегония.

Хотя в настоящее время архегониальная гипотеза происхождения зародышевого мешка покрытосеменных Порша

оставлена, однако в ней есть и «здоровое ядро», могущее до известной степени объяснить двойное оплодотворение у покрытосеменных. Еще в 1907 г. Лейнван-Рейнван, а затем в 1920 г. Брайан у мхов (политриховых и сфагновых) наблюдали двойное оплодотворение, при котором один из сперматозоидов сливался с яйцеклеткой, а другой — с брюшной канальцевой клеткой. Подобное же оплодотворение было установлено, хотя и в виде исключения, у некоторых голосеменных (*Thuja*, *Abies*, *Ephedra*). При этом важно отметить, что в результате слияния одного из спермиев с брюшной канальцевой клеткой возникал не второй зародыш, а особая ткань, служившая, подобно вторичному эндосперму покрытосеменных, для питания зародыша. Конечно, образовавшаяся из оплодотворенной брюшной канальцевой клетки питательная ткань не триплоидна, как вторичный эндосперм покрытосеменных, но все же она «гибридна», являясь своеобразным диплоидным вторичным эндоспермом.

Таким образом, прообраз двойного оплодотворения можно видеть еще у моховидных, а затем более определенно — у голосеменных в слиянии брюшной канальцевой клетки со спермием.

Роль «гибридной» питательной ткани (и триплоидной, и диплоидной) состоит в том, чтобы она как «отцовско-материнская» доставляла развивающемуся зародышу питание, соответствующее его генетической природе, поскольку последняя также отцовско-материнская.

Эволюцию зародышевого мешка типа голосеменных по направлению к типу покрытосеменных можно представить себе в таком виде. Макроспора покрытосеменных сокращает в типе число делений до трех, образуя 8 ядер; все они способны образовывать потенциальные гаметы, что доказывается случаями, когда оплодотворялись и синергиды, и антиподы, и полярные ядра. В связи с этим полностью редуцируются архегонии. Антиподы можно рассматривать как рудимент первичного эндосперма. У большинства покрытосеменных антиподы вскоре после своего возникновения погибают, но в некоторых случаях они размножаются и образуют довольно мощную ткань. Так, у злаков число антипод в зародышевом мешке обычно достигает 30—60, у *Typhaceae* и *Sparganiaceae* — 150 (*Sparganium simplex*), а у некоторых бамбуковых (*Sasa paniculata*) — 300. Подобные комплексы антипод играют, по-видимому, питательную роль, являясь метаболическим центром абсорбции и переправки питательных веществ из халазы семязачатка внутрь зародышевого мешка. В других случаях, например в семействе *Rubiaceae*, антиподы сильно удлиняются и образуют гаусториальные выросты, которые также служат для питания зародышевого мешка. Таким образом, роль

антипод как питающей ткани можно сравнить с ролью первичного эндосперма.

Двойное оплодотворение у покрытосеменных является новообразованием, зачатки которого уже можно видеть в процессе «случайного» оплодотворения брюшной канальцевой клетки у моховидных и голосеменных. Если стать на эту точку зрения в отношении природы зародышевого мешка покрытосеменных, то, очевидно, никакого разрыва («пропасти») между женским гаметофитом покрытосеменных и женским же гаметофитом голосеменных нет, как нет его и в отношении мужских гаметофитов этих групп семенных растений (Беляев, 1890, 1897).

В отношении происхождения покрытосеменных были высказаны и другие точки зрения. Так, в качестве предков покрытосеменных предполагались оболочкосеменные типа эфедровых (Веттштейн, 1906, 1912, 1924) или типа гнетовых (Karsten, 1918, Hagerup, 1934, 1936, 1938, 1939), кейтониевые (Thomas, 1925, 1931, 1932—1933) и др.

Наиболее разработанной из указанных теорий происхождения покрытосеменных растений является так называемая псевдантиева, предложенная австрийским ботаником Рихардом Веттштейном (1906). Этот автор принимает за исходный тип для возникновения цветка покрытосеменного растения тип шишки эфедры. Мужская шишка эфедры, состоящая из элементарных микростробилов, может быть, по мнению этого автора, приравнена к соцветию, а каждый элементарный стробил такой шишки — к отдельному однополному мужскому цветку покрытосеменных. Каждый элементарный стробил эфедры сидит в пазухе кроющей чешуи и состоит из стержня, несущего на своей вершине от 1 до 6 микроспорангиев. Таким образом, стержень, несущий микроспорангии, является микроспорофиллом. Основание его окружено двумя небольшими чешуйками, приравниваемыми к околоцветнику. Вся шишка эфедры, как состоящая из элементарных стробилов, является сложным стробилом. Эволюция этой шишки могла пойти по пути преобразования каждого элементарного стробила в цветок покрытосеменного растения, и вся шишка эфедры в таком случае превратилась бы в мужское соцветие. В силу же утраты в ходе эволюции отдельными микростробилами околоцветных чешуй и превращения в общий околоцветник кроющих чешуй нескольких элементарных стробилов из шишки типа эфедры возник единый цветок покрытосеменного растения. Последний, таким образом, по своему происхождению является соцветием, ложным цветком, псевдантием. К этой модели «цветка» наиболее близок цветок современного растения казуарины.

Таков путь возникновения, по псевдантиевой теории, муж-

ского цветка покрытосеменных. Возникновение обоеполюх цветков мыслится следующим образом. Среди видов эфедры встречаются и такие, которые обладают обоеполюми шишками (например, *Ephedra intermedia*). Веттштейн полагает, что насекомопопыление повлекло за собой возникновение обоеполости цветка. «Посещение насекомыми цветка полезно растению только в том случае, когда насекомое соприкасается не только с тычинками, но и с рыльцем. Так как в пестичных однополюх цветках нет первичных средств привлечения насекомых (нет пыльцы, лепестков, возникших из тычинок), то путем отбора должны были учащаться случаи, когда в одном цветке развивались и пыльники, и пестики, что и повело к образованию обоеполого цветка» (цит. по Кузнецову, 1936, стр. 267). Доказательство правильности своего взгляда на происхождение обоеполого цветка из однополого Веттштейн видит в том, что у некоторых покрытосеменных (однопокровных) наряду с однополюми цветками на одном и том же растении иногда появляются и обоеполюе. Поскольку у всех современных голосеменных шишки однополюе, постольку Веттштейн принимает однополость цветков покрытосеменных первичной, а обоеполость — производной.

Искусственность построений Веттштейна в отношении эволюции шишки типа эфедры видна на каждом шагу. В настоящее время совершенно определенно доказано, что казуарины, производимые Веттштейном от типа эфедры, и будто бы возникшие от них так называемые однопокровные покрытосеменные (*Monochlamydeae*) не являются первично примитивными, а представляют собой вторично упрощенные формы, развившиеся в связи с переходом от насекомопопыления к опылению ветровому. Отсюда ясно, что тип шишки эфедры не мог быть исходным для цветка покрытосеменных. В целом псевдантиевая теория происхождения покрытосеменных не получила признания.

Вопрос, произошли ли покрытосеменные монофилетически или полифилетически, остается дискуссионным.

Для понимания эволюции покрытосеменных растений и вместе с тем для построения их филогенетической системы важно установить, каким должен быть примитивный цветок. Совершенно ясно, что если исходить из теории Веттштейна, то признаки примитивного цветка должны быть иными, чем те, которые постулируются беннеттитовой теорией Галлира — Арбера — Паркина. Мы будем исходить из последней как наиболее вероятной.

Согласно этой теории и ряду других данных, можно утверждать, что первичный цветок покрытосеменных был актиноморфным, двуполым, обладал многочисленными тычинками и плодолистиками, причем части цветка располагались

на его оси по спирали и не имели сращений друг с другом. Среди современных покрытосеменных, как об этом уже упоминалось, наиболее близки к первичному типу цветка многоплодниковые. Главные и принципиальные эволюционные изменения, которые послужили основой, чтобы рассматривать этот тип цветка как примитивный, развивались в следующих направлениях: 1) от многих частей цветка, количество которых было неопределенным, к немногим и постоянным в числе; 2) от спирального расположения частей цветка к расположению по кругу; 3) от свободных частей цветка к их срастанию; 4) от радиальной симметрии (т. е. от актиноморфности) цветка к билатеральной симметрии (т. е. к зигоморфности) и к асимметрии.

Происхождение однодольных и связь их с двудольными

Покрытосеменные делятся на два класса — класс двудольных (*Dicotyledoneae*) и класс однодольных (*Monocotyledoneae*). Двудольные характеризуются наличием двух супротивно расположенных боковых семядолей, терминальной почечкой, углонервным (перистым) жилкованием листьев, сильным пожизненным развитием зародышевого главного корня, стелью в виде цилиндра проводящей ткани с первичным камбием, обеспечивающим вторичное утолщение стебля и корня, пятичленным в типе цветком. Для однодольных характерны: зародыш с одной непарной верхушечной семядолей и боковым расположением почечки, параллельное или дугонервное жилкование листьев, стель с разбросанными проводящими пучками, лишенными камбия, отсутствие вторичного утолщения стебля и корня, раннее прекращение роста зародышевых корней с заменой их корнями придаточными, трехчленный в типе цветок.

Имеется немало примеров, когда двудольные несут многие признаки однодольных и, наоборот, однодольные — признаки двудольных. Это, несомненно, свидетельствует об общности этих классов и их близкой родственной связи. Это дает основание некоторым систематикам (Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. А. Гроссгейм, Б. М. Козо-Полянский) считать подразделение покрытосеменных на двудольные и однодольные искусственным, хотя, конечно, трудно отрицать, что эти классы представляют собой естественные группы, поскольку в типе они сохраняют свои специфические признаки.

Большинство современных ботаников считает, что однодольные произошли от двудольных, поскольку исходные для покрытосеменных голосеменные обладали двусемядольными зародышами, наличием камбия, спиральным расположением частей стробила и т. д. Наиболее примитивные покрытосемен-

ные — многоплодниковые (Polysapricae) — являются в основном типичными двудольными, и это обстоятельство также приводит к убеждению о первичности двудольных.

Для противоположной точки зрения о происхождении двудольных от однодольных нет достаточных оснований, хотя раньше эта точка зрения имела распространение среди ботаников. Нет данных, которые говорили бы за возможность расщепления одной «первичной» семядоли на две или новообразования второй семядоли.

В отношении происхождения однодольности предложены две гипотезы: гипотеза синкотилии выдвинута Сержант (Sargant), гипотеза гетерокотилии — Гиллем (Hill). Последний автор, исследуя разные виды рода *Peregotia* из семейства *Piperaceae*, относящегося к двудольным, подметил, что у некоторых видов, например у *Peregotia pellucida*, имеются две нормальные семядоли, а у других при прорастании выходит из семени и выдвигается над землей лишь одна семядоля, другая же остается внутри семени, исполняя роль органа, соущего питательные вещества из эндосперма, подобно семядолям однодольных, одна из которых у этой группы растений обычно превращена в гаусторий.

По теории синкотилии одна семядоля однодольных произошла от срастания двух семядолей. Действительно, у некоторых однодольных, в особенности в порядке лилиецветных (например, у рода *Anemaghepa*), происхождение единственной семядоли путем срастания двух семядолей в высшей степени вероятно, а у некоторых двудольных, имеющих одну семядолю, например у *Berberidaceae*, *Ranunculaceae* (*Ficaria*), *Nymphaeaceae*, оно несомненно.

Можно высказать предположение, что однодольность возникала разными путями. Так, возможно, что признаки однодольности у *Piperales* связаны с гетерокотилией, у *Berberidaceae*, *Ranunculaceae*, *Nymphaeaceae* возникли в связи с синкотилией.

Считая исходными для однодольных растения группы *Helobiae*, Е. Н. Савич подвергла детальному исследованию развитие зародыша, начиная с возникновения зиготы, у всех семейств водолубов (*Alismaceae*, *Butomaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, *Zannichelliaceae*), а также исследовала эмбриологически и семейство нимфейных (*Nymphaeaceae*), принимаемое ею за исходное для водолубов. Своими исследованиями Е. Н. Савич показала, что у большинства *Helobiae* из вершины гипокотыля развиваются две редуцированные семядоли, почечка же закладывается терминально из верхнего сегмента предзародыша. Семядоли в числе двух отчетливо заметны у представителей *Potamogetonaceae* и *Zannichelliaceae*, выявляются они и у представите-

лей семейств *Alismaceae* и *Butomaceae*, хотя и не столь ясно, как у первых двух семейств. У представителей семейств *Juncaginaceae* и *Scheuchzeriaceae* семядоли полностью редуцированы.

Таким образом, Е. Н. Савич доказала, что однодольные растения в своей основе являются двудольными, поскольку на низших ступенях эволюционного развития (*Helobiae*) в начальных стадиях эмбриогенеза обладают двумя семядолями. Следовательно, не остается сомнений в происхождении однодольных и двудольных.

Двудольные покрытосеменные (*Dicotyledoneae*)

Двудольные — обширнейший класс покрытосеменных. Он включает в себя около 200 семейств, примерно 8 тысяч родов и 150 тысяч видов, т. е. почти втрое больше, чем однодольные.

Вопрос о происхождении двудольных — вопрос о происхождении всех покрытосеменных, поскольку двудольные являются первичными покрытосеменными.

Выше мы видели, что существуют две основные точки зрения на происхождение покрытосеменных, следовательно, и на происхождение двудольных. Согласно беннеттитовой теории Галлира — Бэсси, исходными являются многоплодниковые, согласно псевдантиевой теории Веттштейна — однопокровные.

В настоящее время на основании обширных исследований представителей многоплодниковых вполне утвердился взгляд на эту группу двудольных как на наиболее примитивную, исходную для всех покрытосеменных. К многоплодниковым разные авторы относят разные порядки, но в общем их можно подразделять на два основных порядка, один из которых характеризуется древесными формами и носит название магнолиецветные (*Magnoliales*), второй представлен в основном формами травянистыми — порядок лютикоцветные (*Ranales*).

Магнолиецветные среди многоплодниковых являются наиболее древними и отличаются примитивными признаками.

С начала нынешнего столетия после выхода в свет трудов Галлира, Бэсси, Арбера и Паркина утвердилось мнение о том, что семейство магнолиевых (*Magnoliaceae*) является истоком системы покрытосеменных. Для этого семейства характерны следующие древние свойства: геологический возраст, реликтовый ареал, отсутствие внешних или внутренних рудиментов, т. е. следов редукции, неопределенность частей цветка и их в основном спиральное расположение, свободночленность цветка, в частности апокарпия, наличие переходов между прицветниками, чашелистиками и лепестками, большой эндосперм и

маленький почти нерасчлененный зародыш (Козо-Полянский, 1965). Однако за последние десятилетия в эволюционной морфологии накопилось много данных, несовместимых с признанием семейства магнолиевых за исток системы покрытосеменных.

Среди порядка магнолиецветных наиболее примитивны, как теперь это доказано многими исследованиями, семейства *Degeneriaceae*, *Himantandraceae* и *Winteraceae*. Они, как и семейство магнолиевых, представлены древесными формами и являются растениями двудольными. Возможно, что представители этих семейств наиболее близки к древнейшим прародителям покрытосеменных. Последние, надо полагать, были растениями двудольными и многоплодниковыми.

Семейство *Winteraceae* выделяется прежде всего тем, что представители его обладают бессосудистой ксилемой — признаком, свойственным голосеменным. Древесина представлена очень длинными и толстостенными трахеидами с сильно перекрывающими друг друга концами и часто с лестничной поровостью. Этим признаком семейство сближается с беннеттитовыми. Другим примитивным признаком винтеровых является лентовидная форма их тычинок, еще не дифференцированных на нить и связник. Гинецей характеризуется у одних видов полной апокарпией (*Drimys*, *Bubbia*), у других карпели частично срастаются (*Exospermum*), у немногих наблюдается полная синкарпия (*Zygogynum*). Таким образом, у винтеровых можно наблюдать последовательные стадии в развитии синкарпии. Характерно так называемое «дримисовое рыльце», в виде полосы вдоль брюшного шва, т. е. места смыкания краев элементарного пестика. Опыление у некоторых винтеровых совершается жуками, у других — предположительно при помощи ветра.

В семействе *Degeneriaceae* тычинки широкие, пластинчатые, не расчлененные на нить и пыльник. Характерно не только «дримисовое рыльце», но и то, что края единственной карпели не слиты и в молодости до некоторой степени разъединены.

Андроцей в цветках *Himantandraceae* представлен длинными лентовидными пластинчатыми тычинками, не дифференцированными на нить и связник.

Имеется и ряд других характерных для этих семейств примитивных признаков, позволяющих считать их исходными для двудольных покрытосеменных.

Выше уже указывалось, что в конце прошлого и начале текущего столетия было широко распространено представление об однопокровных (*Monochlamydeae*) как группе, весьма близкой к предкам современных покрытосеменных. Палеонтологические данные говорили в пользу древности этой группы

растений. Простота строения репродуктивных органов, однополость цветков, анемофилия, преобладание древесных форм подтверждали как будто бы первичность однопокровных, поскольку эти признаки присущи и голосеменным: последние опыляются ветром, представлены древесными формами, не имеют околоцветника и т. д. Позднейшие исследования показали, однако, что однопокровные — растения вторично упрощенные и приобрели простоту строения цветков в связи с переходом от насекомоопыления к опылению ветром.

Наиболее ранние покрытосеменные — древнейшие многоплодниковые — были, вероятно, растениями насекомоопыляемыми, но позднее некоторые из них под влиянием изменившихся условий внешней среды перешли от первоначальной энтомофилии к опылению при помощи ветра, что привело к редукции или даже к полной утрате околоцветника и к однополости цветка. Таким путем могли возникнуть однопокровные, имея своими исходными растения типа многоплодниковых.

Что однопокровные являются растениями вторично упрощенными, доказывается тем, что они сохраняют целый ряд признаков высокой организации: наличие нижней завязи, синкарпный гинецей, малое число кругов цветка (андроцей всегда из одного круга), циклическое расположение частей цветка, наличие в цветке рудиментов другого пола (цветки у однопокровных однополые). К этому следует добавить, что, согласно исследованиям А. А. Яценко-Хмелевского, древесина однопокровных (монохламидей) не только не обнаруживает какой-либо примитивности, но, наоборот, является высокоспециализированной (характерны, как и для высокоорганизованных покрытосеменных, лестничные сосуды с круглыми перфорациями и наличием окаймленных пор с торусами). Между тем сосуды у гнетовых, от которых Веттштейн и Энглер производят однопокровные, лишены торусов и окаймлений на конечных их стенках и обладают мелкими овальными сквозными отверстиями, возникшими в результате расширения округлых окаймленных пор. У монохламидей, как и у других покрытосеменных, отверстия между клетками сосудов образуются независимо от пористости. В строении флоэмы у монохламидей по сравнению с гнетовыми есть также большое различие: у гнетовых ситовидные трубки не имеют сопровождающих клеток-спутниц, характерных для однопокровных, как и для всех покрытосеменных.

Таким образом, однопокровные не являются растениями примитивными и не могут стоять у истока двудольных (как и всех покрытосеменных). Вместе с тем отпадает и теория происхождения двудольных (и вообще покрытосеменных) от голосеменных типа гнетовых.

В общем, как это уже указано выше, исходными родона-

чальными формами для двудольных служат древесные формы многоплодниковых типа магнолиевых. Согласно Имсу (Eames, 1964), семейства Magnoliaceae и в особенности Winteraceae, Degynegaceae, Himantandraceae составляют группу реликтов, взявших начало от единого ствола с примитивнейшими признаками. Это растения двудольные, и от них или, точнее, от их общего ствола и ведут свое начало современные двудольные.

Группа однопокровных не является единой, однако между некоторыми их порядками имеются филогенетические связи. Так, Тахтаджян производит некоторые однопокровные от одного и того же порядка Hamamelidales, намечая четыре линии их развития. Первая из них представлена порядками Eucorniales, Casuarinales, Urticales, вторая — порядками Fagales, Betulales, Balanopales, третья — порядками Myricales, Juglandales, четвертая — порядком Leitneriales *.

При этом имеется определенная филогенетическая связь порядка Magnoliales через семейство Winteraceae с бессосудистым порядком Trochodendrales, причем последний занимает во многих отношениях промежуточное положение между Magnoliales и Hamamelidales, от которого производятся перечисленные четыре линии однопокровных.

Trochodendrales характеризуется мелкими обоеполыми анемофильными, безлепестными (Tetracentron) или вовсе без околоцветника (Trochodendron) цветками, плодом в виде синкарпной многолистовки и семенами с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Роды Tetracentron и Trochodendron настолько близки к семейству Hamamelidaceae, что в системе Галлира включены в это последнее.

Порядок Hamamelidales представлен деревьями, кустарниками с обоеполыми или однополыми цветками с двойным или простым околоцветником, иногда без него. Эволюция цветка гамамелидовых шла от обоеполого энтомофильного цветка к

* К группе однопокровных (Monochlamydeae) относится еще порядок ивоцветных (Salicales). Входящие в его состав роды Populus, Chosenia, Salix родственны между собой и представляют две линии эволюции — анемофильную (Populus, Chosenia) и энтомофильную (Salix).

Остатки ивоцветных известны из нижнемеловых отложений. Древность ивоцветных несомненна, и это дает основание предполагать, что они происходят непосредственно от «древнейших покрытосеменных, от их предковых форм» (Уранов, 1962).

Существует, однако, и другое мнение (Eichler, 1878; Velenovsky, 1904), согласно которому ивоцветные возникли из обоеполых и энтомофильных форм путем редукции в связи с переходом к ветроопылению, что подтверждается процессами рудиментации в цветках ивовых, в частности появлением обоеполых цветков, иногда наблюдаемых у ивоцветных. Эта точка зрения является наиболее вероятной. Ее придерживаются Тахтаджян (1966), Гроссгейм (1945), Козо-Полянский (1965) и др.

однополному безлепестному анемофильному и в конечном итоге привела к двудольным однопокровным.

Положение казуариновых (Casuarinales) можно считать довольно ясным. Они представляют собой группу растений глубоко редуцированных, вторично упрощенных и имеющих определенную связь с Hamamelidales, что подтверждается и морфологически, и анатомически (Moseley, 1948). С другой стороны, казуариновые относительно близки также к порядкам Urticales и Fagales, именно к семейству березовых (Betulaceae). Исходными для Urticales и Fagales являются также Hamamelidales.

Порядки Myricales и Juglandales имеют много общего (в строении цветка, микроспор, семезачатка, плода). Кроме того, Myricales до известной степени сближается и с казуариновыми, а также с березовыми и орехоцветными.

Порядок Leitneriales представлен лишь одним монотипным родом Leitneria — кустарником с мелкими анемофильными двудомными цветками. Мужские цветки лишены околоцветника, у женских он состоит из чешуевидных листочков. Большинство исследователей сближают этот порядок с гамамелидовыми, отчасти с березовыми (сходство в соцветиях).

Исходными для всех этих порядков являются Hamamelidales, что и позволяет объединить их в одну довольно естественную группу. Происхождение ее связывается с древнейшими многоплодниковыми покрытосеменными. От них же производятся современные многоплодниковые, от которых развилось несколько обособленных друг от друга линий.

Линия лаконосные (Phytolaccales) — центросеменные (Centrospermae) — первоцветные (Primulales) и свинчатниковые (Plumbaginales). Порядок лаконосных представлен травами и кустарниками, распространенными в тропических и субтропических странах, особенно в Америке. Он связывается с многоплодниковыми, которые являются для него исходными. В нем имеются роды с апокарпным гинецеем (Anisomeria, Ercilla, подрод Pircunia рода Phytolacca). Кроме того, в случае синкарпии срастание плодолистиков, число которых может колебаться от 1 до 16, у фитолакковых неполное и число столбиков всегда соответствует числу плодолистиков. Околоцветник обычно простой, из немногих свободных листочков. Вдобавок у примитивных представителей фитолакковых наряду с апокарпным гинецеем встречаются пыльцевые трехбороздные зерна «раналиевого» типа.

С другой стороны, фитолакковые связаны с центросеменными и составляют как бы промежуточное звено между раналиевыми (многоплодниковыми) и центросеменными, в состав которых входят семейства маревые, или лебедовые (Chenopo-

diaceae), щирицевые (Amaranthaceae), Aizoaceae, кактусовые (Cactaceae), гвоздичные (Caryophyllaceae) и некоторые другие. Главная особенность порядка Centrospermae — согнутые (кампилотропные) семезачатки, большей частью почковидные семена с согнутым зародышем, лежащим в семени вокруг перисперма.

Исходный план строения цветка фитолакковых, выраженный у простейших представителей этого порядка (Microtea sp.) формулой $Ok.5 + A.5 + G.2$, тот же, что и у Chenopodiaceae (Кузнецов, 1936). От этого типа цветка фитолакковых легко перейти к диаграмме цветка Chenopodiaceae и Amaranthaceae. Однако, кроме этого типа цветка, у фитолакковых имеется и другой, более сложный тип цветка с формулой $Ok.5 + 5 A.5 + 5 G.5$ (Stegnosperma). От этого типа могли произойти гвоздичные (Caryophyllaceae).

Наиболее примитивным среди гвоздичных является подсемейство мокричных (Alsinoideae), поскольку его представители характеризуются раздельнолистной чашечкой и большой простотой строения венчика (отсутствие ноготков у лепестков), андроцея и гинецея. От этих последних произошли смолевковые (Silenoideae) со спайнолистной чашечкой и ноготковыми лепестками, более приспособленные к насекомопылению. От мокричных же произошли диваловые (Scleranthoideae), уклонившиеся в сторону ветроопыления, с их невзрачными цветками, часто лишенными венчика.

Фитолакковые, кроме упомянутых семейств, произвели еще две суккулентные линии, одна из которых представлена семейством Aizoaceae, другая — семейством кактусовых (Cactaceae). У первой развитие шло по пути образования многолепестного венчика цветка и сочных листьев; у другой развитие цветка также шло по линии умножения членов околоцветника, состоящего из наружных зеленых листочков — чашелистиков и внутренних многочисленных венчиковидных — лепестков тычиночного происхождения, по линии умножения членов андроцея и гинецея, иногда апокарпного, состоящего из трех или многих плодолистиков, а в части вегетативной — по линии суккулентности стеблей.

Порядок Centrospermae высшего развития достигает в семействах плюмбаговых (Plumbaginaceae) и первоцветных (Primulaceae). Оба эти семейства близки к центросеменным, отличаясь от них в основном спайнолепестностью. Переходным служит небольшое семейство Basellaceae, входящее в состав Centrospermae, цветки которого обладают спайнолепестным венчиком. Таким образом, линия развития лаконосных — центросеменных — первоцветных и плюмбаговых, начинаясь раздельнолепестными формами, заканчивается формами сростнолепестными.

Многие систематики с центросеменными сближают гречихоцветные (Polygonales), в частности, с маревыми или с упрощенными гвоздичными, выводя их из подсемейства диваловых (Тахтаджян, 1966). С другой стороны, гречихоцветные сближаются с крапивоцветными (Urticales). Здесь сходство выражается в плане строения цветка, а также в процессе развития прилистников, срастающихся в раструб, что имеет место у семейства тутовых. Таким образом, две линии развития от многоплодниковых — линия однопокровных и линия лаконосные — центросеменные — первоцветные через гречихоцветные до известной степени имеют некоторую общность.

Другая эволюционная ветвь цветковых начинается, как и только что рассмотренная, от многоплодниковых в виде линии камеденосные (Guttiferales) — верескоцветные (Ericales).

К порядку Guttiferales относятся несколько родственных семейств, из которых наиболее примитивно семейство Dilleniaceae, особенно близкое к Polycarpaceae. Оно представлено деревьями и кустарниками, реже многолетними травами, с актиноморфными цветками с большим числом тычинок и апокарпным гинецеем. Эти признаки сближают камеденосные с многоплодниковыми.

Из семейств отметим чайные (Theaceae) — представлены вечнозелеными деревьями и кустарниками — и зверобойные (Hypericaceae) — тоже в основном деревья и кустарники, редко травы (у нас это семейство встречается лишь в виде травянистых форм рода Hypericum).

К порядку камеденосных близок порядок верескоцветных (Ericales), представленный кустарниками и полукустарниками (реже небольшими деревьями и многолетними травами), часто вечнозелеными. Цветки верескоцветных актиноморфные, реже зигоморфные. Венчик обычно сростнолепестный, но у некоторых свободнолепестный, почти раздельнолепестный венчик у вереска (Calluna).

Таким образом, порядок Ericales являет переход от раздельнолепестных к спайнолепестным. Как в стволе центросеменных, так и в стволе Guttiferales — Ericales эволюция шла в направлении от свободнолепестности к спайнолепестности. Порядок Ericales является дальнейшим развитием порядка Guttiferales. Общий план строения цветка верескоцветных сходен с планом цветка камеденосных.

Непосредственно от многоплодниковых исходит и третья линия эволюции покрытосеменных: постенносемные — спайнотычинковые, которая начинается макочветными (Rhoeadales). Порядок Parietales занимает в ней центральное положение, а наиболее высокое положение

принадлежит порядкам тыквоцветных (Cucurbitales) и сложноцветных (Compositales).

Хотя постенносеменные (Parietales) непосредственной связи с многоплодниковыми и не имеют, но все же могут сближаться с ними через порядок макоцветных, в частности, с многоплодниковыми (Ranales) особенно родственно семейство маковых (Papaveraceae). У представителей рода *Platystemon* гинецей почти апокарпный: многочисленные плодолистки срастаются здесь лишь нижними частями, верхние же свободны и образуют несколько самостоятельных рылец, при созревании плода плодолистки отделяются друг от друга. Тычинки в цветке *Platystemon* в неопределенном числе и нити их листовидно расширены, а околоцветник состоит из двух трехчленных кругов венчика и одного также трехчленного круга чашечки. Эти данные морфологии *Platystemon* показывают, что по строению цветка его представители близки к некоторым многоплодниковым (барбарисовые, лютиковые).

Имеются у маковых и другие черты сходства с многоплодниковыми: папаверин маковых биохимически сходен с изоберберинном барбарисовых (Благовещенский, 1950), строение антипод *Papaveraceae* напоминает таковое у *Ranunculaceae*. Род *Glaucidium*, относимый к семейству барбарисовых, совмещает в себе признаки трех семейств — барбарисовых и лютиковых из группы *Ranales* и маковых. Так, у *Glaucidium* легко опадающий четырехлистный околоцветник, как у маковых, неопределенное число тычинок, расположенных по спирали, и пальчатонадрезанные листья, как у лютиковых.

Таким образом, филогенетическая связь макоцветных с многоплодниковыми вполне определенная. *Rhoeadales*, очевидно, возникли от общего предка *Ranunculaceae* и *Berberidaceae*.

В порядок *Rhoeadales* (*Papaverales*) входят лишь три семейства: *Papaveraceae*, *Hypnoidaceae* и *Fumariaceae*. Семейства *Sarracaceae*, *Cruciferae* и *Resedaceae*, которые еще недавно относили к порядку *Rhoeadales*, теперь многие систематики (Тахтаджян, 1966) выделяют в особый порядок *Cruciales*. Этот порядок резко отличается от порядка *Rhoeadales* прежде всего биохимически, поскольку семейства, входящие в его состав, характеризуются способностью вырабатывать специфические глюкозиды, в которых аглюконами являются горчичные масла с общей формулой $R-N=C=S$, а также содержанием расщепляющего эти глюкозиды фермента мирозина. Никаких подобных глюкозидов и мирозина макоцветные не вырабатывают. С другой стороны, для макоцветных характерно присутствие ряда алкалоидов (папаверин, кодеин и др.), которых нет у *Cruciales* и у которых настоящие алкалоиды вообще отсутствуют.

От порядка *Cruciales* макоцветные, кроме того, отличаются морфологией пыльцы и строением гинецея.

От макоцветных, связанных своими примитивными формами (*Platystemon*, *Paraver*) с многоплодниковыми, производятся постенносеменные (*Parietales*), к которым принадлежат растения различного облика (деревья, кустарники, травы) с актиноморфными и зигоморфными цветками с пятичленными кругами, двойным околоцветником, числом тычинок, равным числу лепестков венчика или бóльшим, и трехчленным ценокарпным гинецеем. Основным признаком порядка является постенная плацентация. К постенносеменным относится ряд семейств: ладанниковые (*Cistaceae*), росянковые (*Droseraceae*), фиалковые (*Violaceae*), тамарисковые (*Tamaricaceae*), бегониевые (*Begoniaceae*), страстоцветные (*Passifloraceae*), папавые (*Caricaceae*) и др.

Особое место среди постенносеменных занимает семейство *Begoniaceae*, которое сближают с тыквенными, причем некоторые систематики помещают бегониевые в один порядок с ними. Цветки у бегониевых, как и у тыквенных, однодомные, чашелистики у *Begoniella* и у женских цветков *Symbegonia* срастаются. Тычинки у некоторых бегониевых тоже срастаются. Эти данные служат основанием для сближения бегониевых с тыквенными.

Итак, постенносеменные являются как бы филогенетическим продолжением макоцветных и, с другой стороны, имеют родственные связи с более эволюционно продвинутыми тыквоцветными (*Cucurbitales*).

Завершают эволюционную линию *Ranales* — *Rhoeadales* — *Parietales* — *Cucurbitales* спайнотычинковые (*Synanthegales*), в состав которых входит несколько семейств, среди них наиболее крупные: колокольчиковые (*Campanulaceae*), содержащие около 600 видов; лобелиевые (*Lobeliaceae*) с 1200 видами; сложноцветные (*Compositae*), насчитывающие более 20 тысяч видов, объединяемых примерно 1000 родами. Спайнотычинковые — наиболее эволюционно подвинутые среди двудольных покрытосеменных.

Нижнюю ступень среди спайнотычинковых занимает семейство колокольчиковых с его актиноморфными цветками. Эволюционно более подвинуты лобелиевые. Цветки их большей частью зигоморфные, гинецей двучленный, у колокольчиковых он обычно трехчленный.

Наиболее высокое положение в системе принадлежит семейству сложноцветных. Это семейство относительно молодое, что проявляется в огромном видовом и родовом разнообразии и в наличии переходных форм между видами. В пользу эволюционной молодости сложноцветных говорят и палеоботанические данные.

Общие признаки спайнотычинковых: четырехкруговые пятичленные цветки; спайнолепестный венчик; завязь нижняя; срастающиеся пыльники, которые образуют трубочку, окружающую столбик пестика (настолько характерный признак, что порядку присвоено название спайнотычинковых).

Эволюция цветка в порядке спайнотычинковых шла в направлении приспособления к насекомопылению от колокольчиковых с их актиноморфными цветками к лобелиевым с цветками зигоморфными. От колокольчиковых же в сторону сложноцветных изменялась форма соцветия, чтобы лучше привлекать насекомых-опылителей. Уже у колокольчиковых мы встречаем соцветие, уподобляющееся корзинке сложноцветных. Так, у букашника (*Jasione*) цветки собраны в головку, окруженную общей оберткой из прицветников.

С другой стороны, у спайнотычинковых имеется ряд признаков, сближающих их с тыквоцветными, которые, как мы отмечали выше, родственны постенносеменным. В частности, у некоторых колокольчиковых имеются, как и у тыквенных, биколлатеральные сосудистые пучки.

Родство семейств, входящих в состав порядка спайнотычинковых, подтверждается и биохимически, поскольку всем им свойственно накопление инулина.

Следующие линии развития двудольных имеют своими исходными формами порядок розоцветных (*Rosales*), который в свою очередь связан в происхождении с многоплодниковыми типа *Ranales*. Низшие формы розоцветных характеризуются апокарпным гинецеем, и это роднит их с многоплодниковыми. У очень многих розоцветных, как и у лютиковых, андроцей представлен тычинками в большом и неопределенном числе. Плод-листочка, встречающийся у розоцветных, характерен и для многоплодниковых.

Одним из наиболее примитивных семейств порядка розоцветных являются толстянковые (*Crassulaceae*), для которых характерен еще не установившийся тип цветка. По неустойчивому числу частей цветка, апокарпии или неполной синкарпии, по типу плода толстянковые близки к многоплодниковым. Однако среди толстянковых встречаются виды и с другими признаками: спайнолепестностью (*Umbilicus*), тенденцией к синкарпии, большей устойчивостью в числе частей цветка и др. Этими признаками семейство толстянковых сближается с другими семействами розоцветных, стоящими на более высокой ступени развития.

Семейство камнеломковых (*Saxifragaceae*) обладает все еще полностью не установившимся типом цветка, но гинецей уже синкарпный и завязь у многих представителей этого семейства нижняя: кроме того, гинецей подвергся редукции до двух плодолистиков. Родство камнеломковых с

толстянковыми несомненное, что прежде всего усматривается в сходстве строения цветков в обоих семействах.

В семействе розаных (*Rosaceae*) наиболее примитивно подсемейство спирейных (*Spiraeoideae*), для которого типичен род спирея (*Spiraea*). Цветок у спиреи имеет плоское цветоложе, по краю которого прикрепляются 5 чашелистиков и 5 лепестков. Число тычинок неустановившееся (от 15 до 30). Плодолистики в числе 5, гинецей апокарпный. Плод — листовка.

К подсемейству спирейных тесно примыкает подсемейство розовых (*Rosoideae*), главнейшими родами которого являются *Rubus*, *Fragaria*, *Potentilla*, *Rosa* и др. Для него, как и для спирейных, характерны многочленный апокарпный гинецей, верхняя завязь, многочисленные тычинки.

От спирейных возникло также подсемейство яблоневых (*Pomoideae*) с родами яблоня (*Malus*), груша (*Pyrus*), рябина (*Sorbus*), боярышник (*Crataegus*), айва (*Cydonia*), мушмула (*Mespilus*) и др. У яблоневых гинецей синкарпный, но не полностью, поскольку плодолистики не вполне срастаются между собой и остаются в верхней части свободными (число столбиков пестика 2—5, равное числу плодолистиков и числу гнезд завязи). Характерны нижняя завязь и установившееся число чашелистиков и лепестков венчика (Чш.5 + Вн.5). Плод ягодообразный — яблоко.

От спирейных возникло и подсемейство сливовых (*Rupoideae*), которое, сохраняя пятичленный тип околоцветника, характерный для *Pomoideae*, и круговое расположение тычинок, обладает одночленным гинецеем с завязью, погруженной в глубоко вогнутое цветоложе, с которым она однако не срастается. Плод — костянка, встречающаяся уже у *Rosoideae*.

К порядку *Rosales* принадлежит еще семейство *Chrysobalanaceae*, которое настолько близко к семейству *Rosaceae*, что иногда рассматривается как его подсемейство под наименованием *Chrysobalanoideae*. Оно также является производным подсемейства *Spiraeoideae* и родственным подсемейству *Rupoideae* (глубоковогнутое цветоложе, к краю которого прикреплены не только части околоцветника и андроцея, но и пестик, состоящий из одного плодolistика, костянообразный плод). В отличие от других *Rosaceae* хризобалановые имеют зигоморфные цветки. По этому признаку хризобалановые сближаются с бобовоцветными.

Бобовоцветные (*Leguminosales*) близкородственны порядку *Rosales*. Цветки их обычно пентамерные, актиноморфные и зигоморфные, с двойным околоцветником, андроцеем обычно из двух пятичленных кругов и мономерным гинецеем.

В составе бобовоцветных наиболее примитивно семейство мимозовых (*Mimosaceae*), для которого типичны большей

частью вполне актиноморфные цветки, чем оно сближается с розоцветными. Главное отличие от розоцветных в типе плода: у мимозовых плод в виде боба. Роды мимозовых: *Mimosa*, *Acacia*, *Albizzia*, *Entada*.

Семейство цезальпиниевых (*Caesalpiniaceae*) эволюционно более подвинуто, чем мимозовые, и характеризуется зигоморфностью цветков (хотя встречаются и почти актиноморфные цветки).

Вершину линии бобовоцветных занимает семейство мотыльковых (*Papilionaceae*), для которого характерен мотыльковый тип цветка. Он зигоморфный, пятичленный, с двумя кругами спаянных между собой тычинок (редко тычинки свободные, обычно же свободна лишь одна тычинка, а остальные 9 спаяны). Плод — боб. Все 10 тычинок свободные у родов *Sophora*, *Thermopsis*, все 10 сросшиеся у *Cytisus*, у остальных 9 сросшихся, одна — свободная. Примитивные признаки у мотыльковых — раздельнолепестный венчик (но все же не полностью, поскольку «лодочка» состоит из двух сросшихся лепестков) и верхняя завязь.

От *Rosales* производится линия, начинающаяся семейством дербенниковых (*Lythraceae*). Оно относится к порядку миртоцветных (*Myrtales*). Среди миртоцветных преобладает четырехчленный тип цветка с двойным околоцветником и наличием у пестика одного столбика с цельным рыльцем в силу полного срастания плодолистиков. В противоположность этому у розоцветных при синкарпном гинецее верхние части плодолистиков остаются свободными и образуют самостоятельные столбики. Сходство же миртоцветных с розоцветными выражается в общем плане строения цветка и в образовании у миртоцветных гипантия, при котором листочки околоцветника и тычинки кажутся прикрепленными к его краю. Вогнутое цветоложе у миртовых, образующее трубочку, обычно срастается с завязью, вследствие чего последняя становится нижней. Примитивность дербенниковых состоит в неопределенном еще числе членов цветка. С другой стороны, имеется и признак высокой организации — тристилия цветков.

Семейство миртовых эволюционно более подвинуто, хотя у них цветки еще не вполне установившиеся, но в отличие от дербенниковых завязь нижняя. Характерны эфирные железки и плод в виде ягоды.

От розоцветных общим корнем начинаются еще две линии развития, которые характеризуются цветками с двойным околоцветником из пятичленных кругов, пентамерным андроцеом из двух кругов и синкарпным гинецеем, довольно изменчивым по числу плодолистиков.

В начале одной линии развития стоит обширный порядок терпентиновых (*Terebinthales*), который, как и производ-

ные от него порядки крушиноцветных (Rhamnales) и бересклетовых (Celastrales), характеризуется разрастанием цветоложа в виде диска. Большинство терпентиновых — ароматические деревянистые растения с цветками, обладающими характерным кольцевидным или чашевидным диском вокруг завязи. Особенностью терпентиновых является наличие у них эфирных масел в особыхместищах (ходах) или в клетках. К терпентиновым принадлежат семейства: рутовые (Rutaceae) с родом Citrus, фисташковые (Anacardiaceae), кленовые (Aceraceae) и др.

Другая линия развития того же корня, исходящего от розоцветных, начинается порядком гераниецветных (Geraniales), его главное отличие от терпентиновых — отсутствие диска. В семействе гераниевых (Geraniaceae) нередко взамен диска развиваются нектарные железы, чередующиеся с пестиками и возникающие в силу разрастания цветоложа. В состав порядка гераниецветных входят семейства: кисличные (Oxalidaceae), лёновые (Linaceae), гераниевые (Geraniaceae), настурциевые (Tropaeolaceae), бальзаминовые (Balsaminaceae), парнолистниковые (Zygophyllaceae). Для гераниецветных типичны срастание тычиночных нитей и редукция одного круга тычинок с образованием стаминодий, хотя эти признаки проявляются и не у всех семейств гераниецветных. Этим признаком гераниецветные сближаются с порядком мальвоцветных (Malvales), которые являются их дальнейшим развитием и от которых они отличаются отсутствием расщеплений в андроcee — признак, типичный для мальвоцветных. Для этого порядка характерно строение андроцея. У некоторых форм он состоит из двух пятичленных кругов, но в преобладающем большинстве противочашечный круг тычинок представлен стаминодиями или недоразвит. В то же время число членов противовенчикового круга увеличивается благодаря расщеплению пяти его зачатков, и андроцей становится многочленным. Кроме того, у большинства представителей мальвоцветных нити тычинок срастаются в колонку.

В состав мальвоцветных входит несколько семейств: мальбовые (Malvaceae) с родами: Gossypium — хлопчатник; Hibiscus — кенаф; Abutilon avicennae — канатник; Althaea — алтей; баобабовые (Bombacaceae); стеркулиевые (Sterculiaceae); липовые (Tiliaceae) и др.

По признаку расщепления (ветвления) тычинок мальвоцветные сближаются с молочаецветными (Euphorbiaceae), в особенности близко к последним семейство стеркулиевых (Sterculiaceae).

Порядок молочаецветных особенно близок к семейству стеркулиевых наличием разветвленных многоклеточных волосков, строением черешка и гинецея, который, как и у не-

которых мальвовых, при созревании большей частью распадается на односемянные части. По строению оболочки пыльцевых зерен некоторые молочаецветные близки к липовым и стеркулиевым. Х. Я. Гоби даже включал семейство Euphorbiaceae в порядок Malvales.

Цветки молочаецветных более специализированы, чем у представителей мальвоцветных. Развитие собраний цветков у них пошло по пути образования антодия (циатия), т. е. соцветия из однополых цветков, лишенных околоцветника, напоминающего обоеполый цветок и биологически ему равнозначного. Однако среди молочаецветных имеются виды и с простым чашечковидным околоцветником (например, у пролесника *Mercuriales*) и даже с венчиковидным околоцветником (например, у клещевины *Ricinus communis*).

Следующая линия эволюции, исходящая из розоцветных, представлена рядом семейств, объединяемых порядком зонтикоцветных, дальнейшим развитием которых служит порядок мареноцветных (*Rubiales*).

Порядок зонтикоцветных (*Umbelliflorae*) начинается наиболее примитивным семейством деренных (*Cornaceae*). Цветки деренных собраны в различного рода цимозные соцветия, в частности в зонтики; они надпестичные, актиноморфные, четырехциклические (с одним кругом тычинок), четырех- или пятичленные, с сильно редуцированной чашечкой (у *Helwingia* чашечка полностью отсутствует).

Более эволюционно подвинутым является семейство аралиевых (*Araliaceae*), для которого характерны соцветия в виде зонтика или головки и актиноморфные пентамерные четырехциклические цветки с чашечкой в виде пяти зубчиков. Гинецей из 5—2 плодолистиков, завязь нижняя, увенчанная железистым диском.

Следующая ступень в эволюции зонтикоцветных — семейство зонтичных (*Umbelliferae*). Цветки зонтичных обычно собраны в сложные, иногда в простые зонтики (у *Hydrocotyle*, *Astrantia*). Иногда зонтики превращены в головки, как это имеет место, например, у *Eryngium*. У зонтичных нередко наблюдается некоторая зигоморфия в строении цветков (краевые цветки зигоморфные). Зубцы чашечки обычно мало заметные, но у некоторых (*Sapiceae*) они ясно выраженные. Гинецей синкарпный, из двух редуцированных плодолистиков, завязь нижняя, наверху с железистым диском. Для зонтичных характерны в плодах масляные каналы. Типичен плод, называемый вислоплодником, который при созревании распадается на две половинки, висящие на карпофоре, образованном ventральными участками двух соседних плодолистиков, отделяющихся при зрелых плодах от остальной части плодолистиков.

Положение зонтикоцветных в системе не совсем ясное. С розоцветными они сближаются на основании выраженной у последних тенденции к образованию нижней завязи, наличия у некоторых камнеломковых четырехкруговых цветков и однопокровного семезачатка, что типично для зонтикоцветных. С другой стороны, зонтикоцветные имеют несомненные родственные связи с порядками *Terebinthales*, *Sapindales*, *Celastrales* и *Rhamnales*, что подтверждается наличием нижней завязи, тенденцией к образованию четырехчленного цветка, образованием надпестичного диска, уменьшением числа семезачатков до одного, частым наличием секреторных каналов. Но, как справедливо полагает А. Л. Тахтаджян (1966), едва ли зонтикоцветные непосредственно происходят от *Terebinthales* и родственных им порядков, скорее эти порядки имеют с зонтикоцветными лишь общее происхождение (от *Rosales*).

В то время как порядок зонтикоцветных характеризуется раздельнолепестными цветками, близкий ему порядок *мареноцветных* (*Rubiales*) отличается спайнолепестностью и формой соцветий (иногда головчатых, как это наблюдается у мареновых (*Rubiaceae*), адоксовых (*Adoxaceae*), некоторых валерьяновых (*Valerianaceae*) и ворсянковых (*Dipsacaceae*)). Порядок мареноцветных объединяет ряд спайнолепестных семейств с тетрациклическими, актиноморфными, а у более подвинутых форм с зигоморфными и даже асимметричными цветками. Сходство с зонтикоцветными выражается в том, что у них семезачатки однопокровные, цветки построены по сдинаковому плану (Чш. 4—5 Вн. 4—5 А. 4—5 Г. (2—3)), нижняя завязь и редуцированная чашечка.

В порядке мареноцветных наиболее примитивно семейство мареновых (*Rubiaceae*), для которого характерны актиноморфные цветки с чашечкой, сросшейся с нижней завязью и оканчивающейся 4 или 5 зубчиками (иногда отсутствующими).

Жимолостные (*Caprifoliaceae*) близки к мареновым, но у них супротивно расположенные листья лишены прилистников, а если иногда прилистники и имеются, то они не бывают, как у мареновых, листовидными. В семействе жимолостных мы встречаем формы не только с актиноморфными, но и с зигоморфными цветками (слабозигоморфный цветок у линейной травки *Linnaea borealis*, вполне зигоморфный — у жимолости *Lonicera*).

К жимолостным близки валериановые, которые характеризуются асимметричными цветками с пятерным околоцветником. Андроец редуцирован до четырех у *Triplostegia*, *Nardostachys* и у большинства видов *Patrinia*, до трех — у *Valeriana*, до двух — у *Fedia* и до одной тычинки — у *Patrinia monandra*, у *Centranthus*. Исходный андроец у валериановых, однако, пятичленный (у некоторых видов *Patrinia*). Гинецей,

как и у жимолостных, по заложению трехчленный, но два плодолистика и соответствующие им два гнезда недоразвиты, развивается лишь одно гнездо с одной семяпочкой. Заметим, что и у некоторых жимолостных (у калины), как и у валериановых, имеет место недоразвитие двух плодолистиков и редукция части тычинок.

Завершает линию зонтикоцветные — мареноцветные семейство ворсянковых (*Dipsacaceae*). Особенностью ворсянковых является их компактное соцветие, сходное с корзинкой сложноцветных как по общему виду, так и по наличию у основания соцветия прицветных листьев, образующих обертку. Цветки ворсянковых имеют так называемую наружную чашечку. Она состоит из сросшихся прицветников, но, кроме этой «ложной» чашечки, при каждом цветке имеется и настоящая чашечка, редуцированная до зубчиков или щетинок. Венчик сростнолепестный, состоящий из 4—5 лепестков, причем четырехлепестный венчик образован все же 5 лепестками, но кажется четырехлепестным благодаря сращению двух задних лепестков. Андроцей редуцирован до 4 тычинок (в отличие от сложноцветных, у которых их 5 и притом сросщенных). Гинецей состоит из двух плодолистиков, из которых плодущий лишь один. Завязь одногнездная, нижняя, с одним семезачатком. Столбик с цельным или двураздельным рыльцем. Плод — семянка. Венчик зигоморфный и иного типа строения, чем у сложноцветных, с которыми раньше сближали ворсянковые. Соцветия последних у большинства родов представлены головками, лишь внешне напоминающими корзинки сложноцветных. Однако у сложноцветных обертка образована прицветными листьями, общими для всего соцветия, между тем у ворсянковых, как указано выше, у каждого отдельного цветка соцветия имеется своя внешняя (наружная) чашечка и из этих внешних чашечек образуется обертка соцветия.

Итак, семейства порядка мареноцветных составляют по усложнению восходящий эволюционный ряд: *Rubiaceae* — *Caprifoliaceae* — *Valerianaceae* — *Dipsacaceae*.

От порядка розоцветных отводится еще одна линия развития двудольных, начинающаяся сростнолепестными актиноморфными по строению цветка порядками **бирючинноцветных** (*Ligustrales*) с единственным семейством маслинных (*Oleaceae*) и **горечавкоцветных** (*Gentianales*), или скрученных (*Contortae*). Оба эти порядка настолько близки между собой, что иногда объединяются в один порядок. Их общие признаки: актиноморфные четырехкруговые, четырех- и пятичленные цветки, верхняя завязь, семезачатки с одним интегументом. Основное различие состоит в сложении цветочных почек: у горечавкоцветных оно скрученное, у бирючинноцветных — черепитчатое или створчатое.

В состав горечавкоцветных входят следующие семейства: горечавковые (*Gentianaceae*), кутровые (*Apocynaceae*), ластовневые (*Asclepiadaceae*) и логаниевые (*Loganiaceae*). Последнее семейство наиболее примитивно, и от него легко производится семейство горечавковых. Оба эти семейства неспециализированно энтомофильны. Следующую ступень развития составляют семейства кутровых и ластовневых, цветки которых сложно приспособлены к перекрестному насекомопопылению, развивая дисковидные расширения головчатого столбика, связанные в тетрады пыльцевые зерна, поллинии с клейкой ножкой, особые бокаловидные тельца — трансляторы, в которые высыпается пыльца с соседних тычинок и пр.

Черты сходства бирючинноцветных и горечавкоцветных свидетельствуют о происхождении их от общего предка и их параллельном развитии в энтомофильном направлении, причем у горечавкоцветных цветов сохранил актиноморфное строение, а у высших форм (кутровые и ластовневые) выработались сложнейшие приспособления к перекрестному насекомопопылению, сравнимые лишь с таковыми орхидных.

Семейства порядка горечавкоцветных по плану строения цветка близки к группе порядков, объединяемых общим наименованием *трубочкоцветные* (*Tubiflorae*). Однако у горечавкоцветных выработался сложный аппарат перекрестного опыления насекомыми на базе актиноморфного цветка, в то же время у трубкоцветных он формировался на основе перехода цветка от актиноморфии к зигоморфии.

В составе трубкоцветных наиболее примитивным является порядок синюхоцветных (*Polemoniales*) с актиноморфными цветками. В него включаются семейства синюховых (*Polemoniaceae*), вьюнковых (*Convolvulaceae*), повиликовых (*Cuscutaceae*), водолистниковых (*Hydrophyllaceae*) и бурачниковых (*Boraginaceae*).

Более продвинуты порядки норичникоцветных (*Scrophulariales*) и вербеноцветных (*Verbenales*) с цветками зигоморфными. Первый порядок включает семейства норичниковых (*Scrophulariaceae*), заразиховых (*Orobanchaceae*), пузырчатковых (*Lentibulariaceae*), акантовых (*Acanthaceae*) и примыкающее к ним семейство пасленовых (*Solanaceae*) с почти или полностью актиноморфными цветками. Это семейство по родству соединяет порядки синюхоцветных и норичникоцветных (род *Schizanthus*) с двугубым венчиком (из семейства пасленовых). Наиболее продвинутым следует считать порядок вербеноцветных (*Verbenales*), поскольку у его представителей зигоморфность цветков получила наивысшее развитие (*Labiatae*).

К группе трубкоцветных причисляют иногда в виде само-

стоятельного порядка подорожничкоцветные (Plantaginales), хотя нередко его относят в виде семейства Plantaginaceae к порядку норичникоцветных. Цветки подорожниковых кажутся 4-членными, однако на самом деле они 5-членные, поскольку задние чашелистики, задняя тычинка полностью редуцированы, а у венчика оба задних лепестка срослись воедино. Явление редукции в цветках норичникоцветных имеет распространение (вспомним, например, 4-членный околоцветник вероники и ее две тычинки). Особенность подорожниковых составляет присущее им ветровое опыление, которое способствовало сохранению его цветками актиноморфности.

Однодольные покрытосеменные (Monocotyledoneae)

К классу однодольных принадлежит около 100 семейств, 2000 родов и примерно 50 тысяч видов. Они составляют приблизительно треть всех покрытосеменных.

Как было показано выше, однодольные, отличаясь рядом признаков от двудольных, тесно с ними связаны и происходят от последних, именно от примитивных многоплодниковых (Polycarpicae) или от каких-то общих с ними предков.

Наибольшее число признаков примитивности сохранил среди однодольных порядок в о д о л ю б о в (Helobiae), и многие из современных систематиков считают эту группу растений исходной для них. В строении цветков у водолюбов наблюдается ряд примитивных признаков: число членов в цветках не установившееся, цветки у многих гемициклические, гинецей часто апокарпный, а если и синкарпный, то со свободными столбиками. Цветки правильные, с двойным околоцветником, у многих разделенным на чашечку и венчик. Исходными для водолюбов обычно считают двудольные многоплодниковые, близкие к современным нимфейным или лютиковым. От водолюбов производится центральный порядок однодольных — л и л и е ц в е т н ы е (Liliiflorae). Согласно другой точке зрения, считают, что из воднообитающих водолюбов трудно вывести наземные травянистые и тем более древесные формы однодольных, и рассматривают болотниковые (Helobiae) как порядок, происшедший от предков лилиецветных.

Присоединяясь к последней точке зрения на происхождение однодольных, следует считать водолюбы специализированной группой водных и болотных растений, более или менее замкнутой и обособленной в эволюции однодольных (Комарницкий, Уранов, 1962).

В порядке лилиецветных наиболее четко выражены все характерные признаки однодольных, что позволяет вывести от них другие порядки этой группы: сцитаминовые (Scitaminales) и орхидные (Orchidales), у которых эволюция шла по пути

усложнения и выработки разнообразных форм приспособления к насекомопылению, осокоцветные (Cyperales) и злакоцветные (Graminales), эволюция которых была направлена в сторону приспособления их цветков к опылению ветром, повлекшему за собой упрощение их.

Особняком стоит среди однодольных группа порядков початкоцветных (Sperdiciflorae), которая одними систематиками производится от двудольных перечноцветных (Piperales), а другими — от каких-то общих предков однодольных.

Среди порядка лилиецветных наиболее примитивно семейство лилейных (Liliaceae). Для него характерны актиноморфные обоеполые пятикруговые трехчленные цветки с верхней, редко с полунижней завязью и с раздельно- или спайнолепестным околоцветником. Опыление — неспециализированная энтомофилия.

Близким к лилейным является семейство амариллисовых (Amaryllidaceae), отличаясь от них главным образом наличием нижней завязи. Переход к этому семейству встречается среди некоторых лилейных с полунижней завязью (Ophiorogon, Peliosanthes). Кроме того, цветки амариллисовых иногда слегка зигоморфны и у них часто имеется привенчик. Намечается таким образом некоторая специализация в энтомофилии.

Дальнейшее совершенствование приспособления к насекомопылению привело к возникновению среди лилиецветных семейства касатиковых (Iridaceae). В этом семействе цветки обычно актиноморфные, как у лилейных, но у некоторых — зигоморфные (Gladiolus). Кроме того, в цветке касатика (Iris) лепестковидные рыльца пестика служат лучшему привлечению насекомых.

В том же направлении все увеличивающейся специализации энтомофильного цветка развились два резко энтомофильных (и орнитофильных) новых порядка: с ц и т а м и н о в ы е (Scitaminales), у которых произошло превращение части тычинок в лепестковидные стаминодии, и о р х и д н ы е (Orchidales) с их полной редукцией большинства тычинок, со сложным опылительным аппаратом из сросшегося с 1—2 тычинками пестика, причем у некоторых однотычинковых пыльцевые зерна соединены в тетрады или в комочки из большего их числа, что обеспечивает большую надежность опыления, у большинства же все пыльцевые зерна склеены вместе, образуя так называемый поллиний с отходящей от него ножкой с прилипальцем, благодаря которому вся масса пыльцы (весь поллиний) целиком переносится насекомыми на цветок. Цветки орхидных зигоморфные с лепестковидным околоцветником из двух трехчленных кругов, причем задний лепесток внутреннего круга превращен в губу — посадочную площадку для насекомого.

Таким образом, от лилиецветных наметилась эволюция в сторону совершенствования насекомоопыления в виде линии: лилейные — амариллисовые — касатиковые — сцитаминовые — орхидные.

Под воздействием изменившихся условий среды некоторые лилейные перешли от энтомофилии к опылению ветром, и это привело к возникновению двух ветроопыляемых порядков — о с о к о ц в е т н ы х (Cyperales) и з л а к о ц в е т н ы х (Graminales). Первый из них легко связывается с семейством лилейных через семейство ситниковых (Juncaceae), которое полностью сохраняет план строения цветка лилейных, но обладает невзрачным околоцветником, образованным пленчатыми малозаметными листочками. По внешнему виду ситниковые похожи на осоки и злаки своими длинными линейными влагалищными листьями и прямостоячими стеблями. Прогрессирующая редукция анемофильного цветка ситниковых в связи с ветровым опылением еще более упростила его строение: число тычинок сократилось до трех и даже двух, также и число плодолистиков от трех нередко перешло к двум, а околоцветник у некоторых даже вовсе атрофировался. Так возник порядок осокоцветных, для которых характерны семена с обильным эндоспермом, окружающим зародыш.

Осоковые легко связываются с с и т н и к о в ы м и. Так, среди них имеются роды, строение цветков которых принципиально ничем не отличается от строения цветка ситниковых. Примером может служить род *Oreobolus*, пятикруговые трехчленные цветки которого вполне соответствуют строению цветка ситниковых. Другой пример — камыш *Scirpus litoralis*, у которого 6-листный околоцветник состоит не из щетинок, как у других видов камыша, а из настоящих листочков. *Scirpus lacustris* сходен по формуле цветка с лилейными, лишь число тычинок у него сократилось до трех. У осок (род *Carex*) редукция зашла еще дальше, цветки их стали однополыми, лишенными вовсе околоцветника, и число плодолистиков иногда падает до двух (вместо нормальных трех).

От лилиецветных развился также порядок *Enantioblastae*. К нему относят несколько семейств травянистых растений, для семян которых характерно боковое расположение зародыша, тесно прилегающего к мучнистому эндосперму. Этим признаком они отличаются от ситниковых и осоковых, у которых зародыш семени окружен мучнистым эндоспермом.

В порядке *Enantioblastae* наблюдается постепенное упрощение цветка типа лилиецветных и переход от энтомофилии к опылению ветром. Цветок становится невзрачным, с чешуйчатым околоцветником, уменьшается число членов в нем. При этом цветки группируются в колоски, собранные в более сложные соцветия, а листья и весь облик многих видов напо-

минают злаки. К этому порядку принадлежит семейство коммелиновых (*Commelinaceae*) с актиноморфными энтомофильными обычно обоеполыми трехчленными цветками, разделенными на чашечку и венчик.

Другим семейством с боковым расположением зародыша в семенах являются бромелиевые (*Bromeliaceae*). У них цветки построены по типу лилейных, но околоцветник, как и у коммелиновых, разделен на чашечку и венчик. Семейство это обычно относят к порядку лилиецветных. По наличию в цветках привенчика и у некоторых видов нижней завязи бромелиевые сближаются отчасти с амариллисовыми, а по боковому расположению зародыша — с *Enantioblastae*.

Происхождение коммелиновых и бромелиевых от лилейных является весьма вероятным (Галлир, 1912). Возможно, от примитивных родоначальников бромелиевых развились *Enantioblastae*, причем энтомофильный цветок у части их превратился в анемофильный, что привело к возникновению семейства рестионовых (*Restionaceae*), представленного многолетними травами с невзрачными актиноморфными трехчленными цветками и околоцветником из 6—3 чешуевидных листочков. Цветки собраны в колоски и более сложные соцветия. Характерны стебли типа соломины и влагалищные листья с язычком, как у злаков. В общем рестионовые обнаруживают ясно выраженную тенденцию эволюции в сторону злаков и большинство систематиков считает возможным выводить от них злаки.

Аналогично тому как в порядках сцитаминовых и орхидных энтомофильный цветок однодольных стоит на наибольшей высоте, в порядках осокоцветных и злакоцветных анемофильный цветок достиг своего наивысшего развития.

Как уже упоминалось, среди однодольных особняком стоят початкоцветные (*Spadiciflorae*). Некоторые систематики производят их отдельно от всех остальных однодольных из перечноцветных (*Piperales*) (Галлир, Кузнецов, Буш).

Перечноцветные — растения двудольные, но многие из них несут в себе и признаки однодольных: (трехчленный тип цветка, рассеянные сосудистые пучки, дугонервное жилкование листьев, наличие одной семядоли при гетерокотилии (*Piptomia parvifolia*)).

Сходство перечноцветных с початкоцветными выражается главным образом в том, что они обладают соцветиями в виде початков. Что же касается признака однодольности у перечноцветных, то он выражен нетипично и едва ли может служить указанием на родство перечноцветных с початкоцветными. Исходя из положения о неродственности початкоцветных с перечноцветными, многие современные систематики отказываются производить их от последних.

В настоящее время початкоцветные рассматриваются в качестве группы отдельных порядков: *Palmales*, *Cyclanthales*, *Arales* (семейства *Agaceae*, *Lemnaceae*), *Pandanales* (семейства *Pandanaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*) (Тахтаджян, 1966).

Общим признаком початкоцветных являются соцветия в виде более или менее ясно выраженных початков. Они образованы мелкими трехчленными цветками, сидящими на толстой, мясистой оси. У основания початка или группы початков находится один (у ароидных) или несколько (у пальм) кроющих листьев (*spatha*). Околоцветник состоит только из одного круга или полностью редуцирован, тычинок обычно три, завязь верхняя, из трех плодолистиков. Цветки у большинства превратились в однополые, однодомные, редко двудомные.

Можно полагать, что все однодольные имеют единое происхождение от многоплодниковых, в частности, считают, что пальмы происходят от ближайших апокарпных предков лилиецветных (Тахтаджян, 1966). При этом линия развития однодольных рано расчленилась на две ветви — ветвь лилиецветных и ветвь початкоцветных. Последние, начавшись древесными формами пальм, циклантовых и пандановых, постепенно эволюционировали к травянистым формам, причем первоначально обоеполые цветки початкоцветных редуцировались, превратились в однополые и сохранили лишь слабо развитый околоцветник или даже вовсе утратили его. При этом наивысшей редукции среди початкоцветных (и вообще однодольных) достигли рясковые.

Краткая схема филогенеза покрытосеменных

Итак, полагая монофилетическое происхождение покрытосеменных от беннеттитоподобного предка, мы должны считать за исходную группу для всех покрытосеменных древнейшие многоплодниковые. От них произошли современные двудольные многоплодниковые и все однодольные.

Подавляющее большинство эволюционных линий покрытосеменных характеризуется приспособлением к опылению насекомыми, параллельно которому возникла спайнолепестность и зигоморфность цветка.

Наряду с энтомофильными рядами эволюции среди покрытосеменных возникли отдельные ветви, характеризующиеся переходом от энтомофилии к анемофилии, сопровождавшимся упрощением цветка — потерей яркой окраски околоцветника, сокращением числа его членов и даже его полной утратой. Такими вторично упрощенными цветками характеризуются,

например, все так называемые однопокровные (*Monochlamydeae*), осоковые, злаковые.

Эволюцию покрытосеменных, согласно А. А. Гроссгейму, можно представить в виде трех ступеней развития.

Первая ступень содержит исходные формы с еще слабым, мало специализированным взаимодействием цветка и среды. Характерные черты этой ступени: неопределенность строения цветка, выражающаяся в нефиксированном и обычно довольно большом числе членов цветка; апокарпия; отсутствие срастания в области андрогнея и околоцветника; первично простой околоцветник, не дифференцированный на внешний и внутренний круги.

Вторая ступень характеризуется определенностью строения цветка при фиксированном, но еще большом числе членов каждого круга и при большом числе кругов (обычно 5); как правило, синкарпным гинецеем и верхней завязью; обычно двойным околоцветником, чаще свободнолепестным.

Третья ступень характеризуется строгой определенностью строения цветка при точно фиксированном и притом уменьшенном числе членов каждого круга и при уменьшенном числе кругов (обычно 4); всегда синкарпным гинецеем; как правило, нижней завязью; двойным околоцветником, который часто вследствие специализации одного из кругов становится упрощенным до одного круга или даже полностью редуцируется.

Добавим к этому, что в эволюции покрытосеменных цветов изменялся от ациклического с неопределенным числом членов к циклическому и вместе с тем имеющему установившееся число членов. Кроме того, во многих эволюционных линиях на высших ступенях развития совершался переход от раздельнолепестности к спайнолепестности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общую схему филогенеза растительного мира можно представить в следующем виде.

Первоначально жизнь возникла в виде доклеточных форм, которые, вероятно, были гетеротрофами. Как совершился переход к клеточным формам жизни, мы не знаем. От весьма несовершенных одноклеточных организмов, не имевших еще полового процесса, возникло несколько линий автотрофных растений, тесно связанных с водной средой (водоросли). Одна из этих линий дала начало наземным растениям, которые, приспособляясь к жизни на суше, произвели наиболее примитивные формы, известные под именем моховидных и псилофитовых. Первые образовали гаметофитную линию эволюции, начавшуюся талломными формами и закончившуюся формами листостебельными. Вторые — псилофиты (по терминологии Козо-Полянского, растения предпобеговые) — не имели еще листостебельных форм, и тела их были представлены дихотомически ветвящимися теломными организмами с уже примитивной проводящей тканью в виде стели. В развитии псилофитов доминировал спорофит, и эти древнейшие и широко распространенные в свое время по всему земному шару растения дали спорофитную линию эволюции растительного мира. От них произошли три типа организации растений, соответствующие плауновидным (*Lycopsidea*), клинолистовидным (*Sphenopsida*) и папоротниковидным (*Pteropsida*).

Как в гаметофитной линии эволюции, так и в спорофитной (во всех ее трех типах) наряду с совершенствованием строения вегетативного тела имел место переход от равноспоровости к разноспоровости, завершившийся развитием из папоротниковидных голосеменных растений. Линии плауновидных и клинолистовидных, получившие расцвет в карбоне, в дальнейшем геологическое время в значительной степени вымерли, и теперь от них лишь жалкие остатки. Иначе повели себя папоротниковидные: их разноспоровые формы произвели первые голосеменные растения — семенные папоротники. Их эволюция привела к саговникоподобным (*Cycadopsida*) и от них к покрытосеменным (вероятно, от беннеттитоподобных растений), а также к хвойноподобным (*Coniferopsida*), среди кото-

рых в наше время широко распространены хвойные (*Coniferae*).

Покрытосеменные, обладая защищенностью семезачатков, развивающихся в завязи пестика, проводящей системой, представленной сосудами, обоеполыми цветками, наличием в них околоцветника, двойным оплодотворением и легкой приспособляемостью к изменяющимся условиям среды, быстро распространились по всему земному шару от крайних южных до крайних северных пределов и приобрели во флоре господствующее положение.

Исходными для покрытосеменных были предки многоплодных — древнейшие многоплодные. От них произошли все покрытосеменные, сначала двудольные и от них однодольные. Среди современных покрытосеменных наиболее примитивны двудольные, объединяемые в группу *Polycarpicae*. Первичными современными многоплодными считаются древесные формы, составляющие порядок *Magnoliales*. Производными этих последних являются формы преимущественно травянистые, объединяемые в порядок *Ranales*.

От порядка *Magnoliales* в качестве редуцированной группы отводятся так называемые однопокровные (*Monochlamydeae*) через порядок *Hamamelidales*.

От *Magnoliales*, по-видимому, произошли перечноцветные, и от них, возможно, ведут свое начало початкоцветные, хотя, может быть, последние правильнее отводить непосредственно от *Magnoliales*.

Все остальные однодольные ведут свое начало от *Ranales*, которые дали две линии развития — болотниковые (*Helobiae*) и лилиецветные (*Liliiflorae*). Последняя произвела три ветви, одна из которых привела к осоковым, другая — к злаковым и третья — к сцитаминовым и орхидным.

Непосредственно от *Ranales* развились фитолакковые — центросеменные — первоцветные, макоцветные — постенносеменные — спайнотычинковые, камеденосные — верескоцветные и обширный порядок розоцветных, давший пять линий развития: бобовоцветные, миртоцветные, гераниецветные — мальвоцветные — молочаецветные, терпентиновые — зонтикоцветные — мареноцветные и, наконец, трубкоцветные (см. схему филогенеза покрытосеменных — задний форзац).

* * *

В настоящем учебном пособии в основу филогенеза покрытосеменных положена стробильная теория. Ведущим фактором в возникновении покрытосеменных, согласно этой теории, явился переход исходного пращура этой группы растений от ветрового опыления к насекомопопылению, которое имело сво-

им последствием, образование завязи как органа, обеспечивающего сохранность семезачатков от поедания их насекомыми.

Вместе с тем стробильная теория предполагает монофилетическое происхождение покрытосеменных.

Вопросы о первичном способе опыления у покрытосеменных, о моно- или полифилетическом происхождении этой группы растений в настоящее время широко обсуждаются в специальной литературе. Как дискуссионные они не получили отражения в настоящем труде, поскольку не настало еще время сделать определенные выводы.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., 1950.

Буш Н. А. Курс систематики высших растений. М., 1959.

Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. Изд. 3-е. М., 1959.

Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений.— «Советская ботаника», 1945, 13, № 3.

Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев, 1972.

Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Систематика растений. М.—Л., 1962.

Кречетович Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М., 1952.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936.

Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Флеров Б. К. Курс низших растений. М.—Л., 1937.

Леонов Г. П. Историческая геология. М., 1956.

Мейер К. И. Происхождение наземной растительности. М., 1946.

Опарин А. И. Возникновение и начальные этапы в развитии жизни. М., 1966.

Основы палеонтологии. Т. 14. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1. М.—Л., 1956.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ *

Abies 154, 155, 169
Acacia 185
Acanthaceae 190
Aceraceae 186
Actinomyces 28, 79
Adoxaceae 188
Aflagellate 42—45, 47
Agaricaceae 61—63
Agathis 140, 151—153
Aglaozonia 36
Aizoaceae 179
Albizia 185
Albuginaceae 46, 47
Aleurodiscus 62
Alismaceae 173, 174
Amaranthaceae 179
Amauroascus 53
Amaryllidaceae 192
Amentotaxus 156, 157
Amphidesmium 116
Anacardiaceae 186
Ancylistaceae 47
Ancylistales 45, 46
Andreaea 80
Andreaeales 82
Anemia 113
Aneurophyton 108
Angiopteris 110—112
Angiospermae 14, 72, 121, 160—196
Ansomeria 178
Anthoceratales 82, 83
Anthoceros 84, 86, 87
Anthocerotae 80
Anthophyta 121
Anthyrium 117
Apocynaceae 190
Araceae 195
Arales 195
Araliaceae 187
Araucaria 151, 152
Araucariaceae 145, 146, 150, 158
Araucarites 151
Archaeopteridaceae 23
Archaeopteridales 22, 108, 110, 123, 124
Archaeopteris 13, 15, 22, 23, 108, 110, 111

Archangiopteris 110, 111
Archimycetes 41—49
Articulata 72, 101
Asclepiadaceae 163, 190
Ascocorticium 52, 53, 57—59
Ascomycetes 42—49, 62
Asterocalamitaceae 103
Asterocalamites 15, 103
Asteroxylaceae 89
Asteroxylales 89
Asteroxylon 90
Aspergillaceae 53
Aspidiaceae 115
Asplentaceae 115
Astrantia 187
Auriculariales 62, 64—67
Austrotaxus 153, 156—158
Azollaceae 118

B
Bacillariophyta 40
Bacteria 28
Baragwanathia 13, 99
Baragwanathiales 14, 21
Balanopales 177
Balsaminaceae 186
Bangieae 38, 40
Basellaceae 179
Basidiomycetes 43, 59
Begoniaceae 182
Begoniella 182
Bennettiales 14, 23, 123
Bennettitinae 130, 159
Berberidaceae 173, 181
Betulaceae 178
Betulales 177
Biflagellatae 42, 43
Blastocladia 45, 46
Blastocladiaceae 45, 47
Blastocladales 42, 44, 45
Boletus 62, 63
Bombacaceae 186
Boraginaceae 190
Bothrodendron 99
Botrychium 109
Botrydiopsis 33
Botrydium 34
Botryococcus 33
Bovista 63
Brachybasidium 66
Bromeliaceae 194

* Составила А. В. Шалковская.

- Bryales 82, 83
 Bryopsida 14, 72, 79—88
 Bubbia 175
 Bucheria 91, 94
 Butomaceae 173, 174
 Buxaceae 163

 Cactaceae 179
 Caesalpiniaceae 185
 Calamitaceae 103
 Calamitales 99
 Calamophytaceae 102
 Calamophyton 102
 Calamopityaceae 125
 Calamostachus 104
 Calluna 180
 Calobryales 85
 Calobryum 85
 Camasia 12
 Campanulaceae 182
 Sapparaceae 181
 Caprifoliaceae 188, 189
 Carex 193
 Caricaceae 182
 Carpoascomycetidae 50, 53
 Caryophanon 29
 Caryophyllaceae 179
 Casuarinales 177, 178
 Caytonia 23
 Caytoniaceae 126
 Caytoniales 14, 23, 123
 Caytoniinae 124, 125, 159
 Cedrus 147, 154
 Celastrales 186, 188
 Centranthus 188
 Centricae 35
 Centrospermae 178, 179
 Cephalotaxaceae 146, 147, 154, 158, 159
 Cephalotaxus 147, 158
 Ceramiales 40
 Ceratomycetaceae 56
 Ceratozamia 130
 Cetraria 71
 Chaetocladiaceae 48, 49, 50
 Chaetomium 55
 Chaetomorpha 76
 Charales 32
 Charophyta 13, 30, 40
 Cheirolepidiaceae 123, 146, 150, 158, 159
 Cheirolepis 150
 Cheiroleuria 117
 Chenopodiaceae 178, 179
 Chlamydomonadinaceae 32
 Chlamydospermatopsida 123
 Chlamydospermidae 124, 132, 159
 Chloramoeba 33
 Chlorella 31
 Chlorococcaceae 32
 Chlorococcum 31
 Chlorophyta 30—33, 40
 Chosenia 177
 Christensenia 110, 111
 Chrysobalanaceae 184
 Chrysobalanoideae 184
 Chrysomonadineae 37
 Cryptomonadineae 31
 Chryzophyta 40
 Cistaceae 182
 Citrus 186
 Cladonia 71
 Cladophora 76
 Cladoxylon 108
 Clavaricaceae 61, 62
 Closterium 32
 Collenia 12
 Commelinaceae 194
 Compositae 182
 Compositales 181
 Conferva 34
 Coniferales 14, 23, 24, 123
 Coniferinae 124, 145, 146, 159, 198
 Coniferophyta 23
 Coniferopsida 123, 124, 140—159, 197
 Coniophora 61, 62
 Conjugatae 32
 Conjugatophyta 30
 Contortae 189
 Convolvulaceae 190
 Cordaitales 14, 23, 123, 146
 Cordaitinae 124, 140, 159
 Cordyceps 55
 Cornaceae 187
 Corticium 60—62, 65
 Corystospermaceae 126
 Crassulaceae 183
 Craterellus 61, 62
 Crosstheca 126
 Cruciales 181, 182
 Crucibulum 63
 Cruciferae 181
 Cryptomeria 155
 Cryptonemiales 40
 Cucurbitales 181, 182
 Cunninghamia 155
 Cupressaceae 146, 155, 159
 Cuscutaceae 190
 Cutleria 36, 75
 Cutleriales 37
 Cyanophyta 7, 28, 40
 Cyathea 116
 Cyatheaceae 116
 Cyadofilicales 14, 23
 Cycadales 14, 23, 123
 Cycadeoidea 130, 131
 Cycadinae 124, 126, 159

Cycadofilices 124
 Cycadophyta 23
 Cycadopsida 111, 123—140, 159, 197
 Cycas 127, 129, 166
 Cyclanthales 195
 Cylcita 116
 Cymbegonia 182
 Cyperales 192, 193
 Cystococcus 31
 Cytisus 185

Dacrydium 148, 152
 Dacryomycetales 62, 64—66
 Dalya 12
 Danaea 110
 Dasycladus 33
 Degeneria 167
 Degeneriaceae 175, 177
 Delessierites 12
 Dennstaedtia 116
 Desmidiaceae 32
 Desmidium 32
 Diatomeae 34
 Dichophyllum 142
 Dicksonia 114, 115
 Dicksoniaceae 114, 115,
 Dicotyledoneae 172, 174—191
 Dictyota 36, 38, 74, 78
 Dictyotales 37
 Dillemaceae 180
 Dilophus 36, 38
 Dioon 127
 Dipodascaceae 50, 52
 Dipodascus 51
 Dipterideae 115
 Dipteris 117
 Dipsacaceae 188, 189
 Discomycetales 53, 57
 Dothideales 58
 Drepanolepis 150
 Drimys 175
 Droseraceae 182

Ectocarpales 14, 99
 Ectocarpus 36
 Enantioblastae 193, 194
 Endogonaceae 49, 50
 Endomycetaceae 51—53
 Endomycetales 50
 Endomyces 51, 53
 Entada 185
 Entheromorpha 74, 75
 Entomophthoraceae 49
 Entomophthorales 42, 44, 47, 49
 Ephedra 133, 134, 135, 169
 Ephedrales 123
 Ephedrinae 132
 Equisetaceae 103, 104
 Equisetales 14, 99, 101, 103, 104

Equisetites 104
 Equisetum 101, 104
 Ercilla 178
 Eremascus 51
 Ericales 180
 Ernestiodendron 150, 158
 Eryngium 187
 Erysiphaceae 54
 Erysiphales 54
 Eucommiales 177
 Euglenophyta 40
 Euphorbiaceae 186, 187
 Eusigillariaceae 16
 Exoascales 50, 52, 53, 57—59
 Exobasidiales 59, 60, 62
 Exospermum 175

Fagales 177, 178
 Fedia 188
 Ficaria 173
 Filicales 99, 111, 115, 117, 118
 Filicinae eusporangiatae 107—111
 Filicinae leptosporangiatae 107,
 111—120
 Flagellatae 32, 37, 42
 Florideae 39, 40, 56
 Fragaria 184
 Fucales 36, 37
 Fumariaceae 181
 Fungi 41—68
 Fungi imperfecti 43, 68

Gasteromycetales 63
 Geaster 63
 Gentianaceae 190
 Gentianales 189
 Geraniaceae 186
 Geraniales 186
 Gesneriaceae 163
 Ginkgo 17, 24, 142
 Ginkgoales 14, 23, 24, 123
 Ginkgoinae 124, 142, 159
 Ginkgophyllum 142
 Glacidium 181
 Gladiolus 192
 Gleichenia 113
 Gleicheniaceae 107, 113—117
 Glossopteridales 14, 22
 Glossopteris 16
 Glyptolepis 150
 Gnetales 123
 Gnetinae 132, 137
 Gnetum 132, 137
 Graminales 192, 193
 Guttiferales 180
 Gymnoascaceae 53
 Gymnoascomycetidae 50
 Gymnoascus 53
 Gymnospermae 72, 121—159

- Halosphaera** 33
Hamamelidaceae 177
Hamamelidales 177, 178, 198
Haplomitrium 85
Helminthostachys 109
Helobiae 173, 174, 191, 198
Hemisphaeriales 58
Hepaticae 80
Helwingia 187
Heterochloridales 33, 34
Heterococcales 33, 34
Heterocontae 33, 34
Heterosiphonales 34
Heterotrichales 34
Himantandraceae 175, 177
Holobasidiomycetes 59, 60
Horneophytaceae 89
Horneophyton 80, 87, 89, 90
Hydnaceae 61, 62
Hydnangium 63
Hydrocotyle 187
Hydrodictiaceae 32
Hydrophyllaceae 190
Hyenia 102
Hyeniaceae 102
Hyeniales 14, 21, 99, 101, 102
Hymenogaster 63
Hymenogastraceae 63
Hymenomycetales 60
Hymenophyllaceae 107, 114, 115, 119, 120
Hymenophyllum 114
Hypericaceae 180
Hypericum 180
Hyphochytriaceae 44
Hypnomonas 31
Hypochnus 60, 62
Hypocreales 55—59
Hypomyces 55
Hyponectria 55
Hysteriales 58
Hysterineae 57, 59
- Iridaceae** 192
Iris 192
Isocontae 30, 74
Isoetales 14, 98
Isoetes 94, 98—101
- Jasione** 183
Juglandales 177, 178
Juncaceae 193
Juncaginaceae 173, 174
Jungermanniales 81, 82
Juniperus 156
- Labiatae** 190
Laboulbeniales 55—59
- Lagenidiales** 42, 44
Lagenostoma 125
Laminaria 36, 74, 75
Larix 147, 148, 154
Laurus 165
Lebachia 149, 150, 158
Lebaciaceae 123, 146, 159, 149
Legyminosales 184
Leitneria 178
Leitneriales 177, 178
Lemnaceae 195
Lentibulariaceae 190
Lepidocarpaceae 97
Lepidocarpus 97
Lepidodenraceae 96, 97, 99
Lepidodenrales 14, 21, 96, 99
Lepidodendron 21, 97
Lepidospermales 99
Leptofilices 14
Lepidofloios 97
Leptomitales 42, 44
Leptopteris 112
Leptosphaeria 54
Leptosphaeriales 54
Lessonia 36, 74, 75
Lichenes 70, 71
Ligustrales 189
Liliaceae 192
Liliiflorae 191, 198
Linaceae 186
Linnaea 188
Lobeliaceae 182
Loganella 89
Loganiaceae 190
Lonicera 188
Lophosoria 116
Lycoperdaceae 63
Lycoperdon 63
Lycopodiaceae 92, 94
Lycopodiales 14, 94, 99
Lycopodium 94
Lycopsida 72, 92, 93—101, 197
Lyginopteridiaceae 23, 125
Lythraceae 185
- Macrochytrium** 42, 45, 46
Macrocystis 35, 36
Macroglossum 110—112
Macrozamia 127
Magnoliaceae 174, 175, 177
Magnoliales 165, 174, 198
Mahonia 165
Malus 184
Malvaceae 186, 187
Malvales 186
Marattia 110
Marattiaceae 113
Marattiales 14, 99
Marattiidae 110

Marchantiales 81
 Marsilea 118
 Marsileaceae 113
 Marsileales 99, 111, 115, 117
 Matonia 113
 Matoniaceae 113—115, 117
 Medullosaceae 23, 125
 Melamsporaceae 67, 68
 Melanogaster 63
 Melanosporea 56
 Mercuriales 187
 Mesotaeniaceae 32
 Mespilus 184
 Metasequoia 155
 Miadesmia 96
 Miadesmiaceae 94, 96
 Microcachrys 153
 Microcycas 130
 Mimosa 185
 Mimosaceae 184
 Monimiaceae 165
 Monoblepharidaceae 47
 Monoblepharidales 42, 45
 Monochlamydeae 175, 177, 196
 Monocotyledoneae 172, 191—195,
 198
 Mortierellaceae 49, 50
 Mucoraceae 49
 Mucorales 42, 44, 47, 49, 50
 Musci 80, 82, 85
 Muscites 80, 83
 Mycochytridiales 43—45
 Myricales 177, 178
 Myxochytridiales 43, 44, 46
 Myxomycetes 45, 68—70
 Nardostachys 188
 Nathorstiana 98—100
 Nemalionales 40
 Nematophyton 12
 Nidularia 63
 Noeggerathiales 14
 Nothotaxus 147, 158
 Nymphaea 131
 Nymphaeaceae 173
 Octaviana 63
 Oleaceae 189
 Olpidiaceae 44
 Onoclea struthiopteris 117
 Oomycetes 45, 49
 Opegrapha 18, 70
 Ophioglossaceae 109
 Ophioglossales 14, 22, 93, 99, 108
 Ophioglossum 109
 Ophiopogon 192
 Orchidales 191, 192
 Oreobolus 193
 Orobanchaceae 190
 Oscillospira 29

Osmunda 112
 Osmundaceae 112, 113, 115
 Osmundales 99
 Padina 38
 Palaeochara 33
 Palaeocycas 139
 Palaeonitella 33
 Palaeotaxus 157
 Palissyaceae 146
 Palmales 195
 Pandanaceae 195
 Pandanales 195
 Papaver 182
 Papaveraceae 181
 Papilionaceae 185
 Parietales 180—182
 Patrinia 188
 Passifloraceae 182
 Peliosanthes 192
 Peltaspermaeaceae 23
 Peniophora 60, 62
 Pennatae 35
 Pentoxylales 14
 Pericystis 50, 51
 Perisporiaceae 54
 Perisporiales 53—56, 58
 Peronosporaceae 46, 47
 Peronosporales 42, 44—46
 Pezizales 52, 58
 Pezizineae 57—59
 Plagiogiriaceae 115
 Plantaginaceae 191
 Plantaginales 191
 Plasmodiophoraceae 44, 45, 69, 70
 Platystemon 181, 182
 Plectascales 53—55, 58
 Pleospora 54
 Pleurococcaceae 32
 Pleurococcus 31
 Pleuromeiaceae 96, 98
 Pleuromeia 96, 98, 99, 100
 Plumbaginaceae 179
 Plumbaginales 178
 Phacidiales 58
 Phacidineae 57, 59
 Phaeophyta 35—38, 40
 Phallaceae 64
 Phallus 64
 Phanerosorus 113
 Pherosphaera 153
 Phragmobasidiomycetes 59, 60, 64
 Phycomycetes 42, 43, 45—50
 Phyllocladus 153
 Phylloglossum 94
 Physostoma 122
 Phyllothea 104
 Phytolaccales 178
 Phytolacca 178

- Phytophthora 46
 Picea 154
 Pinaceae 146, 147, 154, 159
 Pinus 147, 154, 155,
 Piperaceae 173
 Piperales 173, 192, 194
 Pipermonia 173, 194
 Piptocephalidaceae 49, 50
 Pircunia 178
 Podocarpaceae 145, 146, 149, 152,
 158, 159
 Podocarpus 145, 148, 152, 153, 157
 Podoxaceae 63
 Podozamiaceae 146
 Polemoniaceae 190
 Polemoniales 190
 Polublepharidaceae 32
 Polycarpicae 166, 168, 173, 180, 191
 198
 Polugonales 180
 Polypodiaceae 113, 115—117
 Polyphagus 48
 Polypodium 117
 Polyporaceae 61—63
 Polytrichaceae 79
 Polytrichum 80, 83
 Pomoideae 184
 Postelsia 35, 36
 Potamogetonaceae 173
 Potentilla 184
 Populus 177
 Primofilices 14, 23, 99, 108
 Primulaceae 179
 Primulales 178
 Proberberidaceae 166
 Protocalamites 104
 Protococcales 32
 Protolpidodendrales 14, 21, 99
 Protolpidodendron 21, 94
 Protopteridiales 15, 108
 Protopteridium 15, 108
 Protoscales 50—53, 58
 Protosiphon 31, 32
 Prototaxites 21, 35
 Prunoideae 184
 Psilophytaceae 89
 Psilophytales 14, 99
 Psilophyton 88, 90, 101, 102, 106
 Psilophytosida 72, 88—91
 Psilotales 92, 99
 Psilotosida 72, 92, 99
 Psilotum 92
 Pseudobornia 102
 Pseudoborniales 14, 101, 102
 Pseudolarix 147, 154
 Pseudosporochnaceae 89
 Pseudosporochnus 89, 102, 106
 Pseudotsuga 148, 154
 Psymophylum 142
 Pteridiaceae 115, 116
 Pteridium 116
 Pteridophyta 72, 86
 Pteridospermae 123—125, 159
 Pteris 116
 Pteropsida 22, 72, 93, 99, 105—120,
 197
 Pucciniaceae 67, 68
 Pyrenomycetales 53, 54
 Pyronemaceae 52, 57
 Pyrrophyta 40
 Pyrus 184
 Pythiaceae 46, 47
 Pythium 46
 Ramondia 163
 Ranales 174, 181—183, 198
 Ranunculaceae 173, 181
 Regnellidium 118
 Resedaceae 181
 Restionaceae 194
 Rhacopteris 110
 Rhamnales 186, 188
 Rhizidiaceae 44
 Rhodophyta 38—40
 Rhodales 150, 181, 182
 Rhynia 87, 89, 90
 Rhyniaceae 89, 105
 Rhyniales 89
 Ricinus 187
 Rosa 184
 Rosaceae 184, 185
 Rosales 183, 185, 188
 Rosoideae 184
 Rubiaceae 169, 188, 189
 Rubiales 187, 188
 Rubus 184
 Rutaceae 186
 Saccharomycetaceae 51, 52
 Saccharomycodes 52
 Salicales 177
 Salix 177
 Salvinia 119
 Salviniaceae 118, 119
 Salviniales 111, 115, 118, 119
 Sanicueae 187
 Sapindales 188
 Saprolegniaceae 49
 Saprolegniales 42, 44—46
 Sasa 169
 Saxegothea 153
 Saxifragaceae 183
 Scheuchzeriaceae 173, 174
 Schizaea 113, 118
 Schizaeaceae 113, 114, 115, 118
 Schizanthus 190
 Schizolepis 152
 Schizomycetes 7

- Schizoneura 104
 Schizophyta 7, 29
 Schizosaccharomyces 51
 Scenedesmaceae 32
 Sciadopityaceae 146
 Sciadopitys 155
 Scirpus 193
 Scitaminales 191, 192
 Scleranthoideae 179
 Scleroderma 63
 Sclerodermataceae 63
 Scrophulariaceae 190
 Scrophulariales 190
 Secotium 63
 Selaginella 95, 96
 Selaginellaceae 94
 Selaginellales 14, 94, 96, 99
 Selaginellites 95
 Septobasidium 67
 Sequoja 147, 155
 Sequojadendron 155
 Sigillaria 97
 Sigillariaceae 96, 97, 99
 Silenoideae 179
 Siphonales 32
 Sirobasidium 65
 Solanaceae 190
 Sophora 185
 Sphacelaria 36
 Sphacelariales 37
 Sphaeriales 54—59
 Sphaerobolus 63
 Sphaerocarpales 81
 Sphaerocarpus 81
 Sphagnales 82, 83
 Sphagnum 80
 Sphenobaiera 142
 Sphenophyllum 16, 103
 Sphenophyllales 14, 99, 101, 102, 104
 Sphenopsida 72, 92, 93, 99, 101—105, 197
 Spadiciflorae 192, 194
 Sparganiaceae 169, 195
 Sparganum 169
 Spiraea 184
 Spiraeoideae 184
 Sporophyta 79—110
 Stangeria 122, 127
 Sterculiaceae 186
 Stereum 61, 62
 Synantherales 182
 Synchytriaceae 44
 Taeniocrada 89, 91
 Tamaricaceae 182
 Taxaceae 123, 146, 148, 156, 159
 Taxodiaceae 146, 147, 155, 159
 Taxodium 147, 155, 156
 Taxus 147, 156—158
 Terebinthales 185, 188
 Tetrasporaceae 32
 Theaceae 180
 Thelephora 61, 62
 Thelephoraceae 60—62, 65
 Thermopsis 185
 Thuja 156, 169
 Thyroopteris 114, 115
 Tiliaceae 186
 Tremella 65, 66
 Tremellales 62, 64—67
 Trochodendron 177
 Tsuga 154, 155
 Tubiflorae 190
 Tulasnella 62, 65, 66
 Tulosomataceae 64
 Tuberales 53, 58, 59
 Typhaceae 169, 196
 Ulmannia 150, 154
 Ulotrichales 32
 Ulotrix 31
 Ulva 31, 74, 75, 78
 Umbelliflorae 187
 Uniflagellatae 42, 43
 Uredinales 60, 62, 64, 66, 67
 Urticales 177, 178, 180
 Ustilaginales 60, 62, 64, 66
 Valeriana 188
 Valerianaceae 188, 189
 Verbenales 190
 Violaceae 182
 Vollsocaceae 32
 Voltziaceae 123, 146, 150, 159
 Volvocales 32
 Zamia 127, 128
 Zannichelliaceae 173
 Zoopagales 42
 Zosterophyllum 89, 91, 94
 Zygnemaceae 32
 Zygomycetes 45, 47, 49, 58, 62
 Zygophyllaceae 186
 Zygopteridaceae 112, 113
 Zygopteridales 108, 113, 115, 117
 Welwitschia 132, 135
 Welwitschiales 123
 Welwitschiinae 132, 135
 Wielandiella 130, 131, 139
 Williamsonia 130, 131
 Williansoniella 130, 131, 139
 Winteraceae 175, 177
 Woroninaceae 47
 Woroninales 42

ФИЛОГЕНИЯ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ**Происхождение и эволюция водорослей и родственных им групп растений** 28Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta), бактерии (Bakteria) и актино-
мицеты (Actinomycetes) 28

Зеленые водоросли (Chlorophyta) 30

Разножгутиковые, или желто-зеленые, водоросли (Heterocontae) 33

Диатомовые водоросли (Diatomeae) 34

Бурые водоросли (Phaeophyta) 35

Красные водоросли (Rhodophyta) 38

Происхождение и эволюция грибов, миксомицетов и лишайников 41

Грибы (Fungi) 41

Архимикеты (Archimycetes) 43

Фикомицеты (Phycomycetes) 45

Аскомицеты, или сумчатые грибы (Ascomycetes) 50

Базидиальные грибы (Basidiomycetes) 59

Несовершенные грибы (Fungi imperfecti) 68

Миксомицеты (Mycetozoa) 68

Лишайники (Lichenes) 70

ФИЛОГЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Высшие растения и их главные отличия от низших 72

Происхождение высших растений 73

Происхождение и эволюция высших споровых растений (Sporophyta) 79

Моховидные (Bryopsida) 79

Псилофиты (Psilophytosida) 81

Псилотовидные (Psilotopsida) 92

Плауновидные (Lycopsidea) 93

Клинолистовидные, или членистые (Sphenopsida, seu Articulata) 101

Папоротниковидные (Pteropsida) 105

Происхождение и эволюция семенных растений (Spermatophyta) 121

Голосеменные (Gymnospermae) 122

Саговникоподобные (Cycadopsida) 124

Хвойноподобные, или шишконосные (Coniferopsida) 140

Общее заключение о филогенезе голосеменных 159

Покрывосеменные (Angiospermae) 160

Стробильная и псевдантневая гипотезы происхождения
покрывосеменных 164

Происхождение однодольных и связь их с двудольными 172

Двудольные покрывосеменные (Dicotyledoneae) 174

Однодольные покрывосеменные (Monocotyledoneae) 191

Краткая схема филогенеза покрывосеменных 195

Заключение 197

Рекомендуемая литература 200

Указатель 201

Вакар Борис Анатольевич
**ВВЕДЕНИЕ В ФИЛОГЕНИЮ
РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА**

Редактор А. В. Шалковская
Обложка В. Н. Валентовича
Худож. редактор В. Н. Валентович
Техн. редактор Г. М. Романчук
Корректоры М. Г. Москаленко,
Л. А. Шлыкович

Сдано в набор 4/IV 1973 г. Подписано в печать 9/X 1973 г.
Бумага 60×90¹/₁₆ типогр. № 1. Печ. л. 13. Уч.-изд. л. 14,12.
Изд. № 69-01. Тип. зак. 210. Тираж 2000 экз. Цена 96 коп.

Издательство «Вышэйшая школа» Государственного комитета Совета Министров БССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Редакция литературы по естествознанию. Минск, ул. Кирова, 24.

Ордена Трудового Красного Знамени типография издательства ЦК КП Белоруссии. Минск, Ленинский проспект. 79.